



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, BIOQUIMICA Y FARMACIA
TESIS DE GRADO PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE GRADO EN
LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Rasgos de historia de vida y estrategias
reproductivas en el caracol terrestre
Rumina decollata (Linnaeus, 1758)



Tesista: Lara Cifola
Directora: Julia Pizá

Octubre 2024

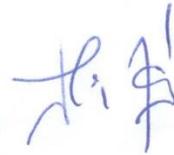
Rasgos de historia de vida y estrategias
reproductivas en el caracol terrestre
Rumina decollata (Linnaeus, 1758)

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



Lara Cifola

Tesista



Julia Pizá

Directora

Índice

Índice.....	2
Agradecimientos	3
Resumen.....	5
Introducción	6
Objetivos	11
Materiales y Métodos	12
Resultados	17
Discusión.....	22
Conclusiones	25
Bibliografía	26

Agradecimientos

A mi mamá, mi papá y mi hermana quienes son el pilar fundamental de mi vida. Durante el transcurso de los años siempre me apoyaron en mis decisiones teniendo como principal objetivo mi felicidad. Sin ellos la realización de mi carrera nunca hubiera sido posible. Por fuera de lo académico, fueron quienes me formaron como persona, con principios e ideales que estoy orgullosa de tener y que se fusionan con mis conocimientos actuales para ser quien soy y luchar por lo que creo que es justo.

A mi abuela Poto quien me amo con todo su corazón y partió durante el transcurso de mi carrera. Todos los días la recuerdo con mucho amor.

A mi novio José, dueño de mi corazón y compañero de vida. Quien siempre está dispuesto a cebarme mate mientras miramos animales, plantas y todo lo que se nos pueda cruzar durante innumerables horas a lo largo de nuestros viajes. Una persona con un alma hermosa y un gran amor por la naturaleza, con quien espero seguir compartiendo la pasión por el mundo que nos rodea toda mi vida.

A mi abuela Nora y mi prima Camila, dos personas que me hacen feliz con su compañía y sus charlas. Por su apoyo contante y su amor. También, por prender velitas y estar pendientes cada vez que tenía una fecha importante.

A mis amigos de la vida Abril, Abi, Tomi, Mari, Clari y Juli, dueños de miles de recuerdos felices que espero nunca perder. Quienes se alegran por mis logros y me acompañaron de manera incondicional cuando las cosas no salían tan bien.

A los amigos que me dio la carrera que son lo más lindo que me llevo de la universidad y quienes hicieron de mi paso por ella una experiencia hermosa e inolvidable.

A mi directora, Julia Pizá, quien me acompañó durante el final de mi carrera en innumerables ocasiones. Durante la carrera me pareció una persona de suma admiración por los conocimientos que posee en temáticas clave para el estudio de la biología, y la forma increíble que tiene de transmitirlos. Es una profesora de excelencia que pasa sus conocimientos con pasión y simplicidad. Luego de trabajar con ella tres años, llego a la conclusión que también tiene un gran corazón, es empática y compañera. Le agradezco haber hecho del final de mi carrera algo más llevadero en momentos difíciles, finalizo mis estudios con un profundo cariño hacia ella y con la esperanza de poder seguir trabajando en conjunto. Al igual que Matilda le pidió a la señorita Miel: ¡Adópteme maestra!

A mi profesora consejera, Melina Calfuán, por acompañarme en mi paso por la universidad y siempre estar atenta a todas mis inquietudes ayudándome a resolverlas de manera amable y con paciencia. Cada vez que he acudido a ella, ha sido considerada y dulce conmigo, por lo cual estoy muy agradecida.

A Nicolás Bonel quien fue una persona clave para la realización de mi tesina de grado. Le agradezco haberme pasado sus conocimientos, los cuales contribuyeron enormemente a mi formación académica.

A los jurados que corrigieron mi tesina de grado, Silvana Burela y Sergio Zalba, por el tiempo dedicado a la evaluación de mi trabajo. Sus sugerencias, observaciones y correcciones han sido fundamentales para mejorar la calidad de este manuscrito. Agradezco profundamente los comentarios positivos que me hicieron durante la defensa, fue un placer tenerlos de jurados y como profesores a lo largo de mi carrera.

Por último, a la universidad pública. Gracias a la cual fue posible este trabajo y mi formación académica y que se encuentra actualmente en un estado de crisis que requiere especial atención. En un orgullo de nuestro país y debería ser tratada como tal.

Resumen

El cambio climático y el transporte global, como parte de la globalización, facilitan la introducción de especies en nuevos ecosistemas, generando impactos económicos y ecológicos. Los rasgos de historia de vida son características y eventos que marcan el desarrollo de un organismo e incluyen aspectos como el crecimiento, la supervivencia y la reproducción. Su estudio es fundamental para entender la colonización y el establecimiento de los organismos a los nuevos ambientes. Los gasterópodos constituyen gran parte de la biodiversidad animal de los ecosistemas terrestres. Son hermafroditas simultáneos capaces de reproducirse por autofecundación o por fecundación cruzada, lo que les brinda las ventajas de ambas estrategias reproductivas y les permite establecer nuevas poblaciones, incluso a partir de una baja densidad de individuos. El objetivo de este trabajo es investigar el impacto de las estrategias reproductivas sobre los rasgos de historia de vida en el gasterópodo terrestre introducido *Rumina decollata*. Criamos dos líneas en condiciones controladas de laboratorio, una compuesta por caracoles sometidos a autofecundación y otra a un protocolo de apareamiento para facilitar la fecundación cruzada. Para cada grupo estimamos el peso corporal y la edad al momento de la primera oviposición, la fecundidad, el tiempo de eclosión y la supervivencia juvenil. Además, evaluamos el crecimiento individual utilizando la ecuación de von Bertalanffy estacionalizada. Observamos un efecto significativo de la estrategia reproductiva sobre los rasgos de historia de vida. Los individuos que se reprodujeron por autofecundación mostraron mayor crecimiento y peso corporal al momento de la primera puesta y menor fecundidad en comparación con los que lo hicieron por fecundación cruzada, y comenzaron a poner huevos más tarde. Además, los caracoles de la F₂ descendientes de los caracoles que se autofecundaron tardaron más en nacer (mayor tiempo de eclosión de los huevos) y tuvieron una menor supervivencia en comparación con los del grupo de fecundación cruzada. Por lo tanto, nuestros resultados apoyan la hipótesis de que la autofecundación reduce el *fitness* en *Rumina decollata*. Sin embargo, es importante considerar que el 32% de los individuos que se autofecundaron logró producir al menos un descendiente que sobrevivió hasta los 15 días de vida. La capacidad de *Rumina decollata* para reproducirse en ausencia de pareja, aun con un *fitness* reducido, es crucial para la colonización y establecimiento en nuevos ambientes.

Introducción

El cambio climático y el transporte global de personas y bienes, como consecuencia de la globalización, están contribuyendo a la introducción de especies en todo el mundo, con impactos económicos y ecológicos asociados (Ruiz & Carlton, 2003; Walther et al., 2002). El movimiento de especies fuera de su área natural, ya sea intencional o accidental, es un componente clave de los cambios globales provocados por actividades humanas que facilitan que los organismos crucen barreras geográficas que naturalmente les serían infranqueables (Essl et al., 2020).

No todas las especies introducidas fuera de su área de distribución causan procesos de invasión. Para que una especie introducida se vuelva invasora debe lograr reproducirse, proliferar, interactuar con la biota residente y ejercer influencia negativa sobre el ecosistema colonizado (Shine et al., 2011). El impacto sobre la biodiversidad nativa varía de acuerdo con su comportamiento y a las interacciones que establezcan con los organismos, causando principalmente competencia por los recursos y depredación (directa, parasitismo y herbivoría) (Suarez et al., 2013). En este contexto resulta crucial llevar a cabo estudios que tengan una aplicación directa en la formulación de planes de manejo y control de especies exóticas invasoras.

Los rasgos de historia de vida son características que marcan el desarrollo de un organismo, e incluyen aspectos como el crecimiento, adaptaciones, comportamiento y reproducción (Heller, 2001; Jordaens et al., 2007). La teoría sugiere que los organismos distribuyen los recursos entre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia (Flatt, 2020). La asignación energética relativa que un organismo realiza entre éstas depende de las condiciones ambientales y sociales predominantes (Jordaens et al., 2007). Su estudio es fundamental para entender los mecanismos y procesos que promueven la dispersión de los organismos y la colonización de nuevos sitios y ambientes.

Los eventos de colonización son generalmente impulsados por un pequeño número de individuos dando lugar a densidades poblacionales reducidas, por debajo de la capacidad de carga (Cole, 1954; Sakai et al., 2001). Estas condiciones pueden favorecer estrategias y características de la historia de vida que optimicen el crecimiento poblacional y la supervivencia hasta la madurez de la descendencia (Bossdorf et al., 2005; Essl et al., 2020; Sakai et al., 2001). Una baja presión de propágulos, es decir, un reducido número de individuos colonizadores durante el evento de fundación, puede resultar en un efecto Allee severo; esto es, una disminución del éxito reproductivo debido a la baja probabilidad de emparejamiento de gametos e individuos (Davis, 2005; Taylor et al., 2004). Un mecanismo eficaz que aumenta la tasa de crecimiento de la población es la reproducción temprana. Esto resulta de individuos que presentan un crecimiento rápido (Roff, 1992) ya que alcanzan antes el tamaño mínimo reproductivo reduciendo así los tiempos

generacionales. Como resultado, ocurre un crecimiento acelerado de la población, favoreciendo la invasión primaria y la propagación secundaria de las poblaciones introducidas (Phillips et al., 2006).

Las especies hermafroditas, en contraste con las especies de sexos separados, tienen la ventaja de poder reproducirse con cualquier congénere, aumentando así el potencial para iniciar una población y superar el efecto Allee en poblaciones de baja densidad. Además, presentan diferentes sistemas de apareamiento como: (i) autofecundación (preferencial o facultativa), (ii) fecundación cruzada, o (iii) mixto (Baur & Baur, 2017; Jarne & Charlesworth, 1993; Tsitrone et al., 2003).

La fecundación cruzada garantiza la incorporación de variabilidad genética en las poblaciones, generando nuevas combinaciones de genes que resultan en nuevos fenotipos, algunos de los cuales pueden adaptarse mejor a entornos cambiantes. Esta ventaja, en general supera los costos elevados de la reproducción cruzada (doble costo asociado a que solo el 50% de los genes de cada progenitor están representados en la siguiente generación y los costos energéticos relacionados con la búsqueda de pareja, cortejo y cópula) (Escobar et al., 2011; Jarne & Charlesworth, 1993; Jordaens et al., 2007).

La autofecundación tiene algunas ventajas a corto plazo como la garantía reproductiva, que es especialmente relevante durante cuellos de botella demográficos o el establecimiento de nuevas poblaciones al momento de colonizar nuevos ambientes, cuando las densidades poblacionales son bajas y, por ende, disminuye la disponibilidad de parejas para reproducirse (Heller, 2001), siendo esto crucial en las primeras etapas de colonización por parte de especies introducidas en áreas no nativas (Lounnas et al., 2017). Otras ventajas son la preservación de genotipos aptos, un comportamiento de apareamiento menos costoso y una mayor fidelidad de la transmisión genética (Theologidis et al., 2014). Entre las desventajas de la autofecundación se puede mencionar la depresión por endogamia, pérdida del *fitness* que ocurre en la descendencia de apareamientos consanguíneos, causando elevada mortalidad juvenil, reducción en la fecundidad y la longevidad (Blüml et al., 2022; Jordaens et al., 2007; Noël et al., 2019).

En las especies que principalmente se autofecundan se espera que los individuos lo hagan tan pronto como alcancen la madurez sexual, independientemente de la densidad poblacional, que es directamente proporcional a la disponibilidad de parejas (Jordaens et al., 2007; Tsitrone et al., 2003). En cambio, un individuo hermafrodita que se reproduce preferentemente por fecundación cruzada pero que tiene la capacidad de autofecundarse se enfrenta a un dilema ante la ausencia de una pareja. Puede autofecundarse, pagando el costo asociado a este tipo de reproducción, también, puede esperar a encontrar una pareja o buscarla activamente, con el costo energético asociado. La teoría predice que los individuos aislados, por ejemplo, cuando colonizan un nuevo entorno, deberían retrasar la edad a la que comienzan a reproducirse, en comparación con los individuos con parejas disponibles. Este retardo óptimo, denominado “tiempo de

espera” equilibra el beneficio potencial de la fecundación cruzada con el costo de retrasar el inicio de la reproducción (Jordaens et al., 2007).

Por esto, un rasgo de historia de vida clave a la hora de evaluar el impacto de la estrategia reproductiva es la edad de la primera reproducción, y se ha analizado a través de enfoques de optimización en el marco de la reasignación óptima de recursos. Es decir, el retraso reproductivo se puede optimizar con respecto a los rasgos de historia de vida, como la supervivencia y el crecimiento (Tsitrone et al., 2003).

Modelo de estudio

Las especies de gasterópodos terrestres constituyen un modelo idóneo para investigar la evolución de los sistemas reproductivos en especies hermafroditas. Este grupo presenta una diversidad de estrategias reproductivas que proporciona una oportunidad única para analizar los mecanismos evolutivos que determinan la prevalencia de cada estrategia reproductiva en función de las presiones ambientales y genéticas.

Rumina decollata (Linnaeus, 1758) es un caracol terrestre perteneciente a la familia Achatinidae, (Orden Stylommatophora) nativo de la zona del Mediterráneo con una extensa distribución actual en Asia y América debido a introducciones antrópicas principalmente accidentales (Prévot et al., 2014).

La concha de *R. decollata* es fusiforme y espiralada, y presenta un fenómeno conocido como decolación (Figura 1). La decolación consiste en la formación de un tabique interno, retracción de la masa visceral y ruptura de los primeros anfractos o vueltas de la concha, por la disolución y el debilitamiento por una sustancia química producida por el propio individuo (Batts, 1957).



Figura 1. *Rumina decollata*, individuo adulto.

Al igual que otros gasterópodos terrestres, puede presentar estadios de estivación en los que se mantienen inactivos a partir del cierre parcial de la abertura de la concha, con una membrana segregada por el manto denominada epifragma (Batts, 1957). Esto permite que se comporte como una especie termo y xerorresistente porque reduce la pérdida de agua durante las estaciones desfavorables (humedad relativa

baja y altas temperaturas) generando un aislamiento del medio externo, en el cual la actividad metabólica se reduce (Moreno-Rueda, 2002)

Rumina decollata tiene hábitos omnívoros con un amplio espectro trófico, lo que puede tener consecuencias graves sobre la fauna y flora nativos en los ambientes en los que se introduce. En Estados Unidos, donde se introdujo intencionalmente para controlar las poblaciones de *Cornu aspersum*, se reportó que *R. decollata* podía alimentarse de varias especies de caracoles, como el gasterópodo nativo *Helminthoglypta walkeriana* (Barker & Efford, 2004, Tupen & Roth, 2001).

Además, es considerada una especie invasora y plaga de cultivos en países como Cuba, Brasil, México y Japón debido a su capacidad de dispersión y competencia con especies nativas (Cowie, 2001). En nuestro país, fue recientemente incorporada a la “Lista oficial de especies exóticas invasoras de la Argentina”, como “Especie restringida” (especies con alto impacto ambiental y socioeconómico) (Argentina, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 2021). Esta categorización se basa en el riesgo que implica su elevada capacidad de colonización y establecimiento en ecosistemas con condiciones ambientales y climáticas diversas y limitantes.

Rumina decollata pertenece al Orden Stylommatophora, que reúne especies hermafroditas simultáneas con fecundación interna. Los óvulos y espermatozoides se producen en la gónada hermafrodita (ovotestis) y se transportan por el ducto hermafrodita hasta el complejo cámara de fertilización-espermateca (Figura 2). En el caso de fecundación cruzada, la cópula ocurre de manera recíproca y se produce un intercambio simultáneo de espermátóforos. La autofecundación se da en unas pocas especies dentro del orden donde la fertilización de los ovocitos se produce con el esperma propio o autoesperma, almacenado en el ducto hermafrodita (Gómez, 2001; Tompa, 1984).

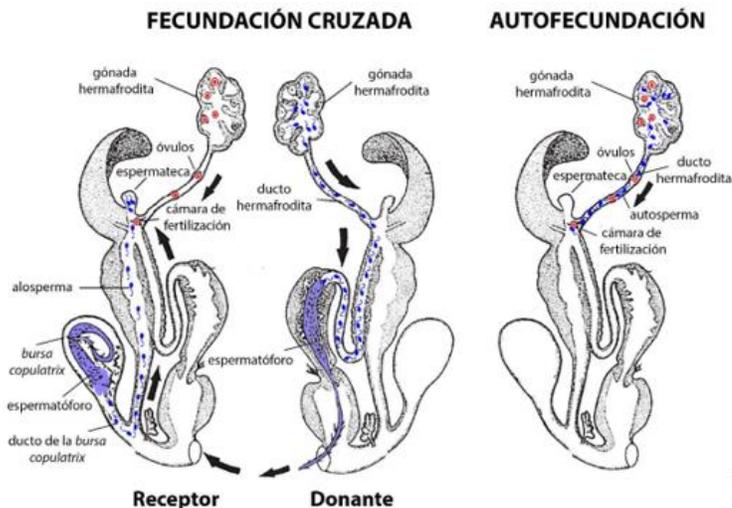


Figura 2. Esquema del sistema reproductor en gasterópodos terrestres (Orden Stylommatophora) ilustrando la ruta de las gametas en la fecundación cruzada y en la autofecundación (Modificado de Gómez, 2001).

Rumina decollata se reproduce por fecundación cruzada, pero tiene la capacidad de autofecundarse facultativamente. La capacidad de autofecundación de esta especie le da la ventaja al momento de la colonización de nuevos ambientes ya que le permite iniciar una población a partir de un solo individuo. Esto, junto al elevado potencial reproductivo, ha sido indicado como un factor determinante para el crecimiento poblacional de *R. decollata* en nuevos ambientes colonizados (Prévot et al., 2014). Es una especie ovípara, que pone huevos blancos calcáreos de aproximadamente 3 milímetros de diámetro. Los deposita bajo tierra en grupos de tamaño variable (de 5 a 15 huevos por puesta aproximadamente).

En nuestro país, fue registrada por primera vez en 1988 en Buenos Aires habitando actualmente desde la Patagonia hasta el extremo norte de nuestro país (Pizá et al., 2022 y las referencias aquí mencionadas) (Figura 3). Su amplio rango de distribución actual, incluyendo ambientes con marcadas diferencias en parámetros climáticos como precipitaciones y temperaturas extremas, evidencia que es una especie con una notable capacidad de adaptarse a ambientes heterogéneos. Si bien su distribución actual se limita a áreas urbanas y periurbanas, sus características biológicas podrían facilitar su expansión hacia ambientes naturales en un futuro próximo (Pizá et al., 2022). Sumado a esto, Cardillo et al. (2016, 2018) determinaron que esta especie puede actuar como hospedador intermediario de *Toxocara cati* y *Aelurostrongylus abstrusus*, dos parásitos de gatos que pueden afectar al ser humano. Por lo tanto, *Rumina decollata* podría tener un impacto negativo sobre la biodiversidad nativa, la salud animal y humana y los cultivos agrícolas.

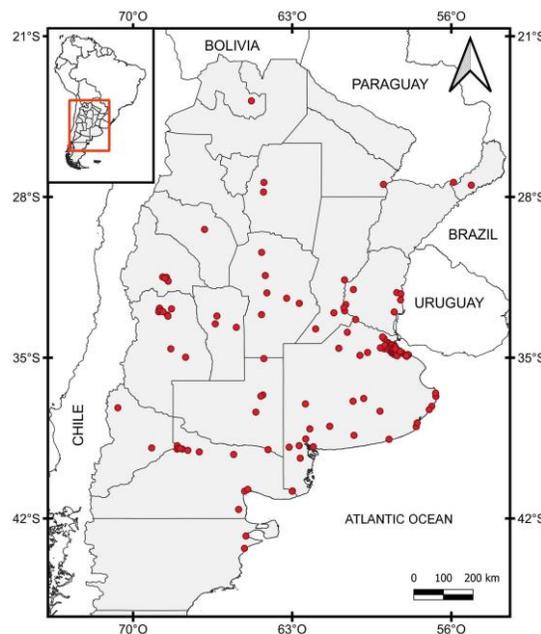


Figura 3. Distribución de *Rumina decollata* en Argentina (Pizá et al., 2022).

El conocimiento de su biología y los parámetros de su historia de vida resultan fundamentales para valorar el riesgo de que la especie consiga establecerse en ambientes naturales y para determinar su capacidad de dispersión, con el fin poder diseñar y aplicar medidas de prevención y control adecuadas. Es por esto que, los objetivos de este trabajo se centran en las estrategias reproductivas de esta especie y su impacto en los rasgos de historia vida.

Objetivos

Objetivo 1: Estudiar las estrategias reproductivas de *Rumina decollata* (fecundación cruzada y autofecundación) y analizar la variación en el peso y la edad mínima de reproducción, la fecundidad, el tiempo de incubación, y la supervivencia de los juveniles.

Hipótesis: La estrategia reproductiva afecta el peso corporal, el tiempo de oviposición, la fecundidad y la supervivencia juvenil.

Predicciones:

- Los individuos que se reproducen por autofecundación van a tardar más en reproducirse y, al momento de hacerlo, van a tener un mayor peso corporal que aquellos que se reproducen por fecundación cruzada.
- Los caracoles que se reproducen por autofecundación van a tener una menor fecundidad y una menor supervivencia juvenil con respecto a los que se reproducen por fecundación cruzada.

Objetivo 2: Estimar y comparar el crecimiento de los individuos sometidos a fecundación cruzada y autofecundación.

Hipótesis: La estrategia reproductiva causa una variación en el crecimiento individual.

Predicción: Una vez que hayamos expuesto a los individuos experimentales a los diferentes tipos de apareamiento, esperamos que los que se hayan autofecundado tengan un mayor crecimiento individual que los que se hayan reproducido por fecundación cruzada.

Materiales y Métodos

En este trabajo analizamos los efectos de las estrategias reproductivas en los rasgos de historia de vida y del crecimiento individual de la primera y la segunda generación de caracoles criados en condiciones controladas de laboratorio (F_1 y F_2).

Las actividades realizadas incluyeron: (1) recolección y mantenimiento de las líneas experimentales (2) implementación del protocolo experimental, (3) medición de los rasgos de historia de vida, (4) estimación del crecimiento individual, y (5) análisis de datos.

Recolección y mantenimiento de las líneas experimentales.

Recolectamos caracoles adultos (Parentales) ($N=76$) en marzo de 2022 en una población de Bahía Blanca ubicada en el patio de la Universidad Nacional del Sur y los trasladamos al laboratorio, donde se mantuvieron en un terrario durante una semana. Posteriormente, los aislamos en recipientes individuales de 20 x 10 x 6 cm con tapas perforadas para permitir una correcta oxigenación. Los recipientes contenían 3 cm de tierra enriquecida con CaCO_3 y humedecida dos veces por semana. Además, los alimentamos con lechuga *ad libitum* dos veces por semana. Las cajas se abrían dos veces por semana al momento de alimentar a los individuos y de humedecer la tierra. En el laboratorio se mantiene un fotoperiodo de 16:8 (luz : oscuridad) y una temperatura de $23^\circ\text{C} (\pm 1)$ (Figura 4).



Figura 4. Condiciones de cría y mantenimiento. Izquierda: individuos de *Rumina decollata* aislados en cajas. Derecha: laboratorio con condiciones controladas.

Protocolo experimental

El protocolo seguido para obtener las primeras (F_1) y segunda (F_2) generación de individuos criados en condiciones controladas de laboratorio que dan lugar a las líneas experimentales se muestra en la figura 5. Una vez aislados los adultos (Parentales), recolectamos las dos primeras puestas de huevos de cada uno, y las transferimos a cajas individuales identificadas como A (primera puesta) y B (segunda puesta). Los

juveniles obtenidos de esos huevos (F_1 , 381 juveniles de 143 puestas) constituyeron la primera generación de caracoles criados en condiciones controladas de laboratorio. De éstos, seleccionamos un juvenil de cada puesta ($N_A=45$; $N_B=71$), y los mantuvimos aislados e identificados hasta la madurez reproductiva (cuatro meses de vida). El grupo A constituyó la línea experimental asignada al protocolo de apareamiento (FC) y el grupo B al tratamiento de autofecundación obligada (AF).

Protocolo de apareamiento: a los caracoles del grupo FC los colocamos juntos en un terrario durante una semana para facilitar la fecundación cruzada. La identidad de los caracoles sometidos a este tratamiento se mantuvo con etiquetas pegadas a la concha (Marquage ICKO ©) que no afectan su desempeño (Henry & Jarne, 2007). Transcurrido ese tiempo, los aislamos nuevamente en sus cajas. Desafortunadamente, el pegamento original no resultó adecuado y se despegaron las etiquetas de 28 de los 45 caracoles, perdiendo su identidad original y la fecha de nacimiento. Esto afectó las estimaciones de edad al momento de la primera oviposición y el número de individuos sobre los que pudimos estimar el crecimiento. Sin embargo, no afectó la medición del peso en el momento de la primera puesta, la fecundidad, el tiempo de eclosión y la supervivencia juvenil, que permiten analizar el efecto del tratamiento aplicado.

A los individuos del grupo AF los mantuvimos aislados a lo largo de todo el ensayo de modo que las puestas de huevos obtenidas son producto de autofecundación.

Para la obtención de la siguiente generación (F_2), seleccionamos un juvenil descendiente de cada individuo con descendencia viable de la F_1 de los dos tratamientos y aplicamos el mismo procedimiento ($N_{FC}=40$ y $N_{AF}=41$).

Rasgos de historia de vida

En los dos grupos (FC y AF) medimos las siguientes variables:

- a) *Edad y peso al momento de la primera puesta*: la edad es el tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos al momento en que el individuo deja su primera puesta.
- b) *Fecundidad*: número de huevos por puesta por individuo. Las puestas de huevos son identificadas por transparencia debido a que son colocadas en el fondo del recipiente.
- c) *Tiempo de eclosión*: es el tiempo transcurrido entre la fecha de la oviposición y la eclosión de los huevos.
- d) *Supervivencia juvenil*: proporción de juveniles vivos después de 15 días de haber nacido. La transparencia de la concha de los neonatos permite identificar a los caracoles vivos como aquellos que poseen contenido adentro de la concha.

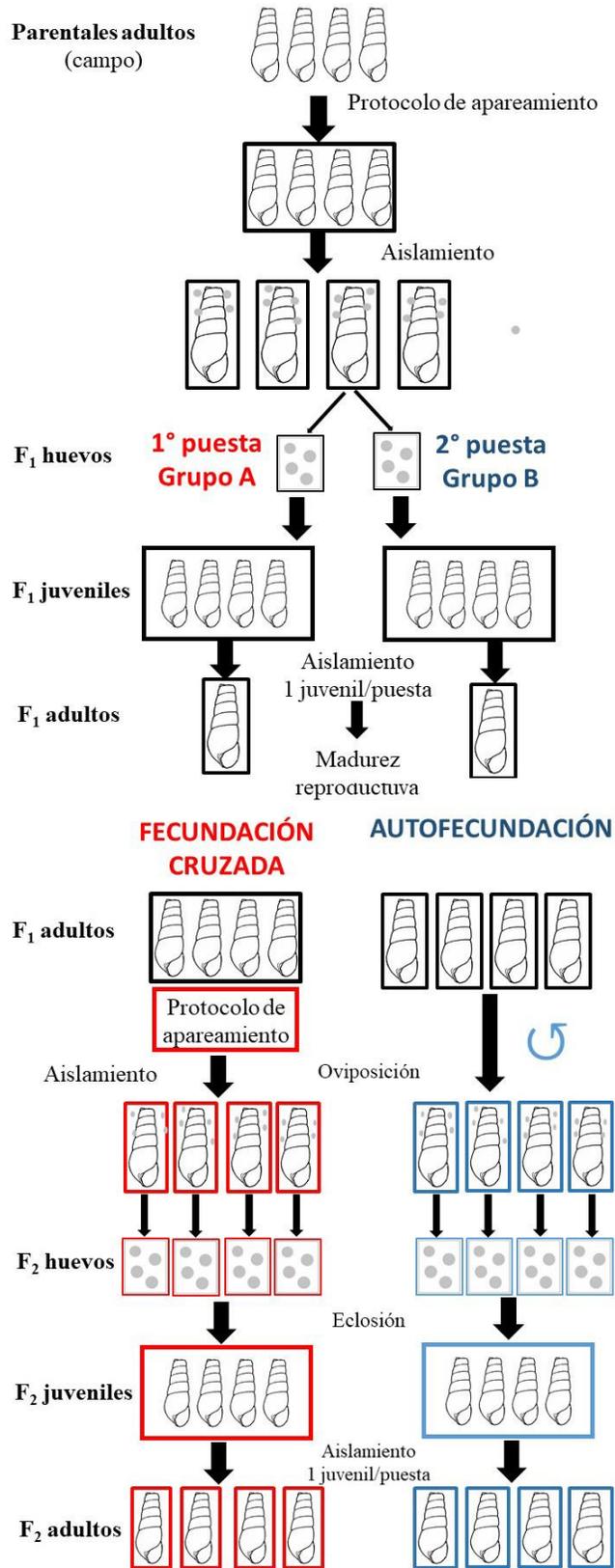


Figura 5. Protocolo utilizado para la obtención de las líneas experimentales.

Crecimiento individual

Para evaluar el efecto de la estrategia reproductiva sobre el crecimiento individual, aislamos un juvenil por puesta transcurridos los 15 días desde la eclosión de los huevos.

Posteriormente, hicimos un seguimiento mensual del crecimiento, mediante fotografías sobre papel milimetrado de los caracoles dispuestos con la abertura hacia arriba paralela a la superficie (Figura 6). Sobre cada imagen medimos el largo de la concha con el programa *ImageJ*. Dado que la concha de los caracoles de esta especie pierde las primeras vueltas durante la decolación, pero su producción implicó un gasto de energía que no fue destinada a otros procesos, consideramos importante tenerla en cuenta al estimar el crecimiento individual. Para reconstruir el ápice perdido por la decolación, dibujamos líneas de proyección tangentes a la espira desde la sutura hasta su intersección (Figura 6) donde se encuentra el ápex geométrico, que existe independientemente de que la concha se haya roto o no. Este enfoque permite reconstruir su largo cuando el ápice no se encuentra completo. Si bien los valores de largo de concha medidos no corresponden a los largos reales permiten estudiar el crecimiento individual de manera sistemática (Brandt et al., 1996; Johnson et al., 2017).

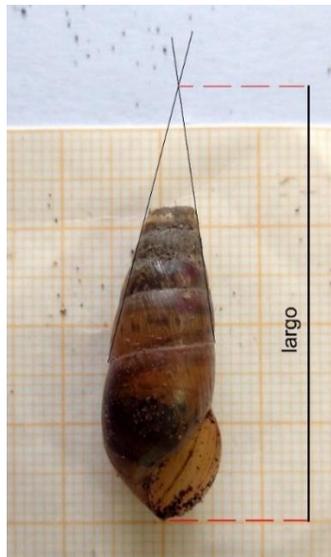


Figura 6. Fotografía y reconstrucción del ápice geométrico de la concha decolada de *Rumina decollata*.

Para para medir el largo de la concha se dibujan líneas tangentes a la espira desde los puntos de sutura hasta su intersección.

Análisis de datos

Para analizar los datos ajustamos un modelo lineal con efectos fijos donde el factor fijo considerado es el tipo de línea experimental (FC y AF). Usamos una distribución *Gaussiana* para la edad y el peso en el momento de la primera puesta y el tiempo de eclosión y una distribución *Binomial* para la supervivencia

juvenil. Para la fecundidad usamos una distribución de *Poisson* y la analizamos con y sin el peso corporal como covariable. Los análisis estadísticos se realizaron con los paquetes de R 3.3.3 *lme4* (Bates et al., 2014) y *nlme* (Pinheiro et al., 2017).

El crecimiento individual se estimó ajustando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy estacionalizado sobre el largo de la concha en función de la edad (Bonel & Lorda, 2015).

$$L_t = L_\infty * (1 - e^{-K * [(t-t_0)+T1-t2]})$$

$$T1 = C * \sin(2\pi * (t-t_s)) / (2\pi)$$

$$T2 = C * \sin(2\pi * (t_0-t_s)) / (2\pi)$$

- **L_t** es la longitud predicha de la concha a la edad t.
- **L_∞** es la longitud asintótica de la concha.
- **K** es la tasa de crecimiento, expresa la velocidad a la que el largo de concha se acerca al L_∞,
- **t₀** es la 'edad' teórica en la que el caracol tiene una longitud de la concha igual a cero,
- **C** expresa la amplitud relativa de la oscilación estacional y varía entre 0 y 1 (0 indica la ausencia de diferencias en el crecimiento verano-invierno),
- **t_s** es el momento de inicio de la oscilación.

En condiciones controladas de laboratorio es esperable que no haya fluctuaciones de temperatura. En ese caso C es 0 y el modelo se simplifica y queda como un modelo tradicional de von Bertalanffy. De todas maneras, decidimos ajustar la versión estacionalizada porque, incluso los individuos que están en condiciones controladas, muestran una alternancia en el crecimiento de la concha y de peso corporal lo que da lugar a valores de C mayores a 0.

Para comparar el crecimiento entre los dos tratamientos calculamos el parámetro Φ' (phi prima), que es un índice de la performance que resume el potencial de crecimiento combinando la tasa de crecimiento y la longitud asintótica de concha (L_∞). El índice Φ' se calcula usando la siguiente fórmula:

$$\Phi' = \log_{10}(K) + 2 \cdot \log_{10}(L_\infty)$$

Este índice permite comparar el crecimiento entre tratamientos (generaciones, poblaciones, especies) ya que refleja tanto cuánto crecen los individuos como la rapidez con la que lo hacen (Pauly & Munro, 1984).

Resultados

Rasgos de historia vida

Los valores de los rasgos de historia de vida de los individuos de la generación F₁ asignados a dos tratamientos: fecundación cruzada (FC) y autofecundación (AF) se resumen en la Tabla 1.

De acuerdo con nuestros resultados, los individuos que se reprodujeron por autofecundación tenían un peso 17,31% mayor al momento de la primera puesta ($p < 0.0001$) (Figura 7) y lo hicieron 39 días después ($p < 0.01$) (Figura 8) que los del grupo de fecundación cruzada.

Tabla 1: Valores medios y errores estándar de los rasgos de vida analizados, junto con el N utilizado en cada tratamiento.

Rasgos de historia de vida	Tratamiento		N	
	FC	AF	FC	AF
Peso al momento de la primera puesta (gramos)	1.91 ± 0.04	2.31 ± 0.03	40	45
Edad al momento de la primera puesta (días)	154.1 ± 9.53	193.04 ± 6.9	11	45
Fecundidad	6.05 ± 0.48	2.91 ± 0.44	40	45
Tiempo de eclosión F2 (días)	28.47 ± 0.59	31.81 ± 1.8	34	21
Supervivencia juvenil F2	0.71 ± 0.05	0.3 ± 0.06	40	45

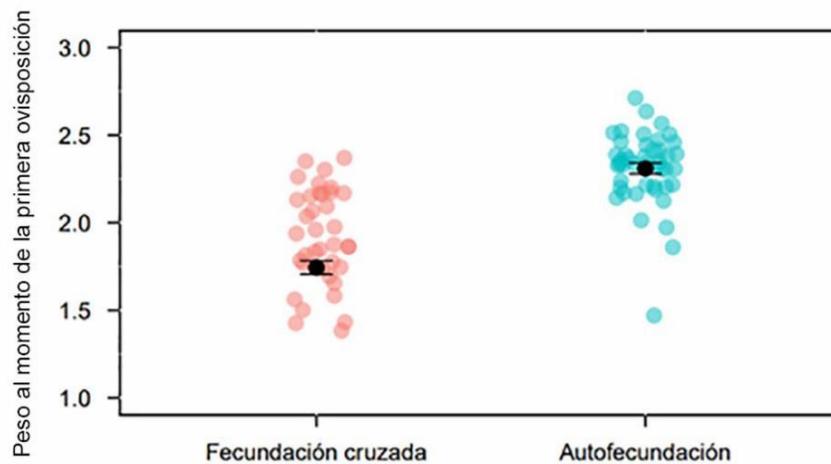


Figura 7. Peso (gramos) de los individuos al momento de la primera puesta (Media ± error estándar).

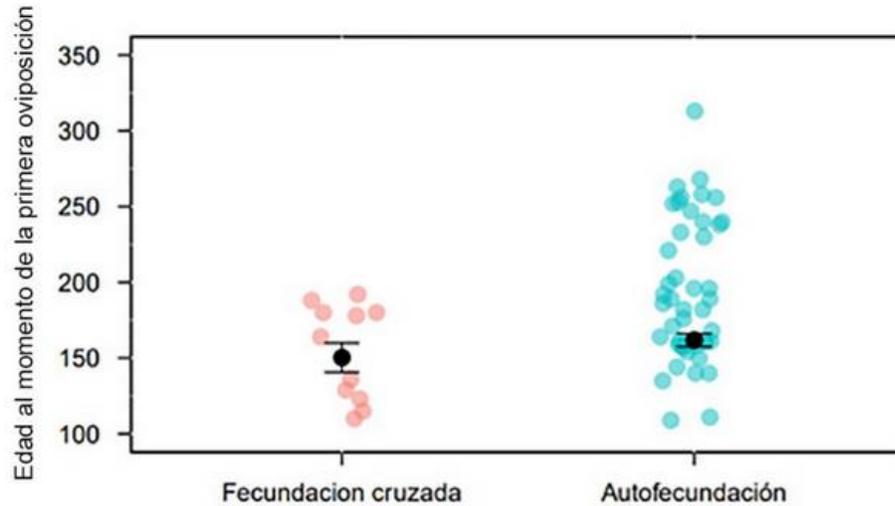


Figura 8. Edad (días) al momento de la primera puesta de individuos (Media \pm error estándar).

Observamos que los huevos producto de autofecundación tardaron en promedio 3 días más en eclosionar que los del grupo asignados al protocolo de apareamiento (FC) ($p < 0.01$) (Tabla 1; Figura 9).

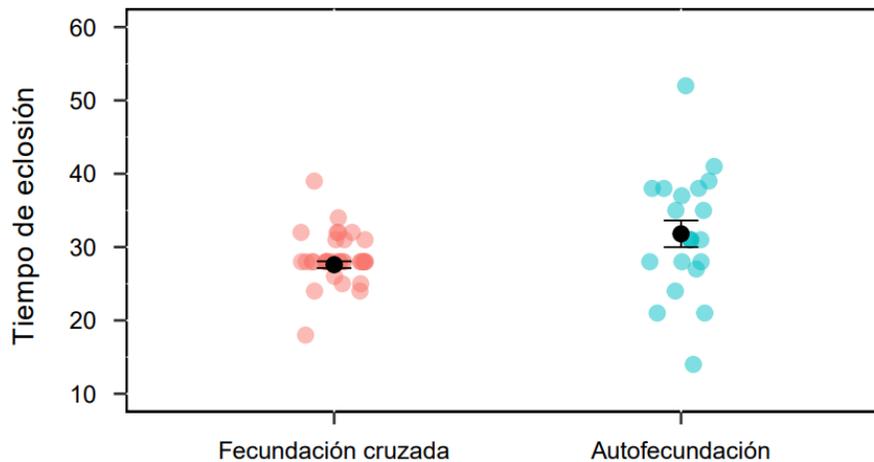


Figura 9. Tiempo (días) de eclosión de los huevos (F_2) (Media \pm error estándar).

La fecundidad de los individuos del grupo de autofecundación fue un 55,23% menor que los que fueron sometidos al protocolo de apareamiento ($p < 0.0001$) (Tabla 1, Figura 10). Al analizar este parámetro realizamos un test de razón de verosimilitud de Chi-cuadrado para comparar el ajuste de dos modelos: uno que estimaba la fecundidad en función del tratamiento y otro que incluía, además, el peso del individuo registrado al momento de la primera puesta. El test no fue significativo ($X^2 = 0.628$), por lo que se optó por el modelo más simple. Este resultado sugiere que el peso no tiene un efecto relevante en la fecundidad, y la mayor parte de la variabilidad está explicada por los efectos fijos considerados.

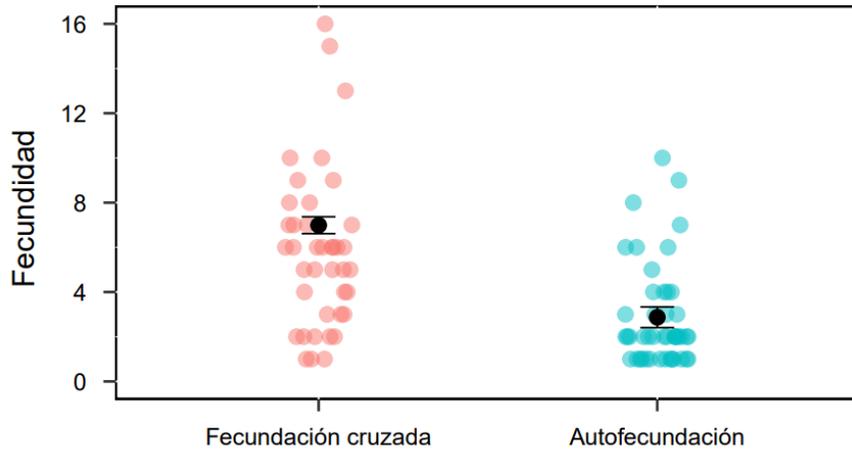


Figura 10. Fecundidad (número de huevos por puesta por individuo) (Media \pm error estándar).

En el caso de la supervivencia juvenil (F_2) los descendientes de los individuos del grupo de autofecundación tuvieron una supervivencia 57,75% menor que los sometidos al protocolo de apareamiento ($p = 0.0001$) (Tabla 1, Figura 11).

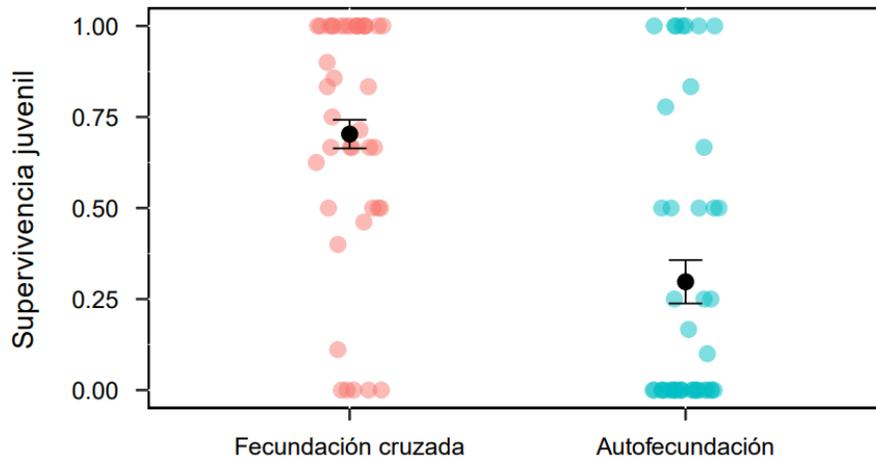


Figura 11. Supervivencia juvenil F_2 : proporción de juveniles vivos a los 15 días de haber nacido (Media \pm error estándar).

Crecimiento individual

En la tabla 2 se puede observar que en todos los casos hubo oscilación, C igual a 1, a pesar de las condiciones controladas de laboratorio, y ésta comenzó en un momento similar que es definido por el T_s .

Tabla 2: Parámetros de la ecuación del modelo de crecimiento de von Bertalanffy estacionalizado, para cada generación y para cada tratamiento. Se indica media \pm error estándar de K y T_s .

Parámetros	F_1		F_2	
	Fecundación	Autofecundación	Fecundación	Autofecundación
	Cruzada		cruzada	
K	2.18 ± 0.08	2.23 ± 0.12	2.03 ± 0.06	2.15 ± 0.1
C	1	1	1	1
T_s	2.18 ± 0.02	2.16 ± 0.02	2.15 ± 0.01	2.14 ± 0.02
L_∞	51.48	57.55	52.1	53.4
Phi prima (Φ')	3.76	3.87	3.66	3.71
N (individuos)	17	17	31	15
N (mediciones)	253	208	396	176

En ambas generaciones los individuos que se reprodujeron por autofecundación tuvieron mayor Φ' que los que lo hicieron por fecundación cruzada, lo que indica que crecieron más y a una mayor velocidad que éstos, ya que a mayor valor de Φ , mayor el desempeño en el crecimiento individual (Figuras 12 y 13).

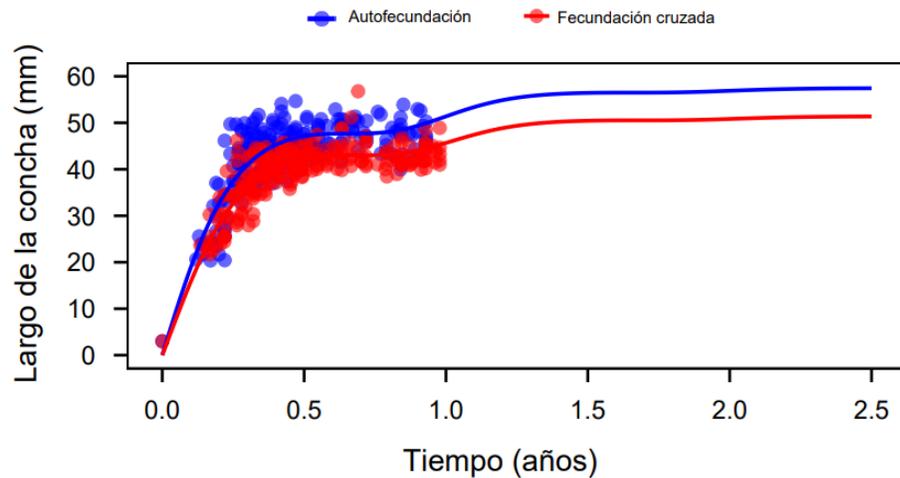
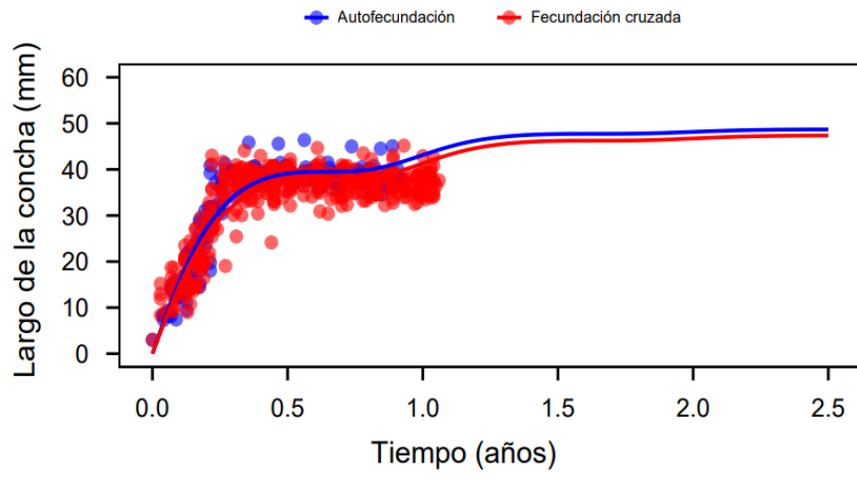


Figura 12. Largo de la concha (mm) de los individuos de la generación F_1 en función del tiempo (años).



1

Figura 13. Largo de la concha (mm) de los individuos de la generación F₂ en función del tiempo (años).

Discusión

En los ensayos realizados en este trabajo observamos que la autofecundación obligada tuvo efectos significativos sobre algunos caracteres de historia de vida que se relacionan con el *fitness* de *Rumina decollata*. Los individuos sometidos a este protocolo experimental mostraron una mayor edad al momento de la primera puesta, un mayor peso, una menor fecundidad, un mayor tiempo de eclosión y una menor supervivencia juvenil.

De acuerdo con nuestros resultados, los individuos de *Rumina decollata* del grupo sometido a autofecundación comenzaron a poner huevos en promedio 39 días después que los del grupo de fecundación cruzada (i.e., tuvieron un tiempo de espera de 39 días en promedio). Si bien la autofecundación retardada ha sido poco estudiada en caracoles terrestres, en *Arianta arbustorum*, especie con una longevidad promedio de 3-3,5 años, el tiempo de espera es de entre uno y dos años en individuos aislados (Baur, 2007; Chen, 1994). Por otro lado, en *Neohelix albolabris*, con una longevidad similar a la anterior, el tiempo de espera es de aproximadamente 100 días, aunque las primeras puestas viables son producidas recién 270 días después (McCracken & Brussard, 1980). Considerando la longevidad relativa de estas especies, el tiempo de espera en *R. decollata*, con una longevidad promedio de 1,5 años, es considerablemente menor, característica que la hace una colonizadora eficiente.

Los individuos sujetos al tratamiento de autofecundación, tienen mayor peso en el momento de la primera oviposición en comparación con los de fecundación cruzada, aun cuando se elimina el efecto de la edad. Esto puede deberse a que, durante el tiempo de espera, los individuos autofecundantes destinan energía al crecimiento corporal y de la concha.

Cuando estimamos la fecundidad, los individuos del grupo de autofecundación pusieron un 52% menos de huevos que los del grupo sometido al protocolo de apareamiento. En estudios similares realizados en *A. arbustorum*, se encontró que en los individuos aislados, la fecundidad también se reduce a la mitad en comparación con los que se reprodujeron por fecundación cruzada (Baur, 2007).

En algunas especies animales se ha detectado un fenómeno denominado “facilitación social”, donde la presencia de otros organismos de la misma especie en el ambiente puede impactar sobre diversos aspectos del crecimiento, metabolismo, comportamiento y reproducción (Vernon, 1995). En algunos gasterópodos pulmonados se observa un aumento del *fitness* asociado a la facilitación social. En *A. arbustorum*, por ejemplo, se determinó que la exposición a rastros mucosos de congéneres aumentaba el número de puestas y la cantidad huevos por puesta, sugiriendo que sustancias presentes en el moco pueden influir positivamente en la oviposición (Locher & Baur, 2000). Además, ésta puede ser estimulada por la cópula y la transferencia de espermatozoides (Baur & Baur, 2017; Nakadera & Koene, 2013). En *Balea perversa*, especie

exclusivamente autofecundante, los individuos criados en parejas produjeron más huevos y por más tiempo que los aislados. Estos resultados sugieren que la facilitación social también puede afectar los rasgos de historia de vida (Jordaens et al., 2007). Por lo tanto, la mayor fecundidad observada en los individuos sometidos al protocolo de apareamiento puede haber estado influenciada también por el efecto de la facilitación social. Considero importante realizar estudios a futuro sobre el efecto de la facilitación social en *Rumina decollata*.

La supervivencia juvenil es un carácter de historia de vida clave porque está ligada al éxito reproductivo, los organismos que logran sobrevivir hasta la madurez reproductiva tienen más probabilidades de reproducirse y por lo tanto, de transmitir sus genes a las siguientes generaciones (Stearns, 1977). La optimización de la supervivencia juvenil tiene como consecuencia la disminución de recursos a otros rasgos de vida, como el número de crías producidas o la energía invertida en el crecimiento. Comprender estas compensaciones ayuda a explicar cómo influye la supervivencia juvenil en el *fitness* (Flatt, 2020). A diferencia del estudio en *A. arbustorum* (Chen, 1994), en el que se encontró que la supervivencia de los juveniles de caracoles aislados y apareados fue similar, en nuestros ensayos los juveniles descendientes de caracoles del grupo asignado al protocolo de apareamiento tuvieron más del doble de probabilidades de sobrevivir en comparación con los descendientes de los autofecundantes. Este carácter puede proporcionar indicios de que efectivamente se produjo la fecundación cruzada ya que, no existen evidencias que indiquen que la facilitación social tenga un impacto en la supervivencia juvenil.

Al analizar la tasa de crecimiento en *R. decollata* observamos que los individuos sometidos al tratamiento de autofecundación mostraron un índice de performance y una velocidad de crecimiento mayor a aquellos asignados al tratamiento de fecundación cruzada. Esto sugiere que los recursos energéticos que no se utilizan para la reproducción podrían ser reasignados al crecimiento durante el periodo de espera por una posible pareja (Roff, 1992; Stearns, 1977). En caracoles pulmonados, la tasa de crecimiento está altamente influenciada por parámetros ambientales como la temperatura, la humedad, la competencia por alimento y el sustrato, afectando así la reproducción (Jordaens et al., 2007). Por esta razón, estandarizar estos parámetros en nuestro ensayo fue esencial para evaluar el impacto de la estrategia reproductiva en el crecimiento de los individuos reduciendo los efectos ambientales

Rumina decollata se encuentra en un proceso de marcada expansión geográfica a diferentes latitudes (Pizá et al., 2022). Por lo tanto, es necesario realizar estudios para analizar la variación de los rasgos de vida y estimar la tasa de autofecundación y la variabilidad genética de las poblaciones recientemente introducidas en diferentes ecosistemas. Esta información nos permitirá evaluar el impacto del proceso de colonización de esta especie cosmopolita.

Impacto ambiental, económico y sanitario de *Rumina decollata*

Las especies exóticas invasoras se consideran en la actualidad una de las principales causas de pérdida de biodiversidad (Bacher et al., 2024; Dueñas et al., 2021). *Rumina decollata* es una especie omnívora y con una gran capacidad de dispersión, incluida en el listado de especies exóticas invasoras de nuestro país.

En Argentina, esta especie ha extendido considerablemente su rango de distribución en muy poco tiempo. Las alteraciones causadas por el cambio climático a escala global, como el aumento de la temperatura y la modificación del nivel de precipitaciones, podrían ocasionar nuevos ambientes favorables para que aumente la tasa de dispersión de *R. decollata* en las distintas regiones ecogeográficas.

Existen observaciones que indican un impacto negativo de *R. decollata* sobre el caracol terrestre nativo *Bulimulus bonariensis* (Pizá et al., 2022). Además, se reportaron casos aislados de depredación sobre especies de plantas ornamentales (Miquel, 1988) y Pizá et al. (2022) mencionan que esta especie es actualmente percibida como un problema para huertas y jardines por las personas encuestadas.

Finalmente, *R. decollata* se ha reportado como hospedador intermediario de nematodos parásitos de gatos (Cardillo et al., 2016, 2018). Por lo tanto, un aumento de la densidad poblacional de este caracol en zonas urbanas, donde abundan heces de animales domésticos contaminadas con larvas, aumentaría la propagación de estos parásitos, con un consecuente impacto negativo en la salud humana.

Conclusiones

- Las estrategias reproductivas en los organismos tienen efectos diversos y significativos sobre los rasgos de historia de vida en *Rumina decollata*.
- La autofecundación afecta a varios componentes del *fitness* en *Rumina decollata*, manifestándose en una menor fecundidad, una mayor edad al momento de la primera puesta, mayor tiempo de eclosión y menor supervivencia juvenil.
- Los individuos que permanecieron aislados crecieron más rápidamente y alcanzaron tallas mayores, lo que sugiere una reasignación de la energía no destinada a la reproducción hacia otros rasgos de historia de vida.
- Aunque los organismos autofecundantes presentaron un menor *fitness*, el 32% de ellos logró producir al menos un juvenil vivo luego de los 15 días de haber nacido. La capacidad de *Rumina decollata* para reproducirse en ausencia de pareja, aun con un *fitness* reducido, es crucial para su colonización y establecimiento en nuevos ambientes.
- Es necesario realizar más estudios para profundizar el conocimiento de aspectos biológicos, ecológicos y evolutivos de esta especie en los ambientes donde ha sido introducida, y cuantificar su impacto negativo sobre los ecosistemas y en los países afectados.

Bibliografía

- Argentina, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. (2021). *Lista de especies exóticas invasoras, potencialmente invasoras y criptogénicas*.
https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/lista_oficial_eei_boletin_oficial_con_nombres_comunes_0.pdf.
- Bacher, S., Galil, B. S., Nuñez, M. A., Ansong, M., Cassey, P., Dehnen-Schmutz, K., Fayvush, G., Hiremath, A. J., Ikegami, M., Martinou, A. F., McDermott, S. M., Preda, C., Vilà, M., Weyl, O. L. F., Fernandez, R. D., & Ryan-Colton, E. (2024). *IPBES Invasive Alien Species Assessment: Chapter 4. Impacts of invasive alien species on nature, nature's contributions to people, and good quality of life* (Version 4). Zenodo. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.7430731>
- Bates, D. M., Bolker, B., Walker, S., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., & Green, P. (2014). *Linear mixed-effects models using “Eigen” and S4* [Computer software].
- Batts, J. H. (1957). Anatomy and life cycle of the snail *Rumina decollata* (Pulmonata: Achatinidae). *The Southwestern Naturalist*, 2(2/3), 74–82.
- Baur, B. (2007). Reproductive biology and mating conflict in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. *American Malacological Bulletin*, 23(1), 157–172.
<https://doi.org/10.4003/0740-2783-23.1.157>
- Baur, B., & Baur, A. (2017). Reproductive strategies in stylommatophoran gastropods. In S. Mukai (Ed.), *Physiology of molluscs a collection of selected reviews. Volume 2* (pp. 311–377). Apple Academic Press.
- Blüml, C., Ramm, S. A., Van Benthem, K. J., & Wittmann, M. J. (2022). Waiting for love but not forever: Modeling the evolution of waiting time to selfing in hermaphrodites. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 1002475. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1002475>

- Bonel, N., & Lorda, J. (2015). Growth and body weight variability of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) across habitat and season. *Malacologia*, 58(1–2), 129–145.
<https://doi.org/10.4002/040.058.0202>
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers, W. E., Siemann, E., & Prati, D. (2005). Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, 144(1), Article 1.
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0070-z>
- Brande, S., Turner, M., Heller, J., & Ben-Yehuda, O. (1996). Statistical discrimination of sex in *Melanoides tuberculata* (Gastropoda: Thiariidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 59(1), 87–112.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb01454.x>
- Cardillo, N. M., Ercole, M., Fariña, F., Pasqualetti, M., Loiza, Y., Pérez, M., Bonboni, A., & Ribicich, M. (2018). Larval development of *Aelurostrongylus abstrusus* in experimentally infected *Rumina decollata* snails. *Veterinary Parasitology*, 251, 50–55.
<https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.01.002>
- Cardillo, N. M., Prous, C. G., Krivokapich, S., Pittaro, M., Ercole, M., Perez, M., Pasqualetti, M., Fariña, F., Rosa, A., Gatti, G., & Ribicich, M. (2016). First report of *Toxocara cati* in the domestic land snail *Rumina decollata*. *Revista Argentina de Microbiología*, 48(3), 206–209.
<https://doi.org/10.1016/j.ram.2016.04.004>
- Chen, X. (1994). Self-fertilization and cross-fertilization in the land snail *Arianta arbustorum* (Mollusca, Pulmonata: Helicidae). *Journal of Zoology*, 232(3), Article 3. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb01587.x>
- Cole, L. C. (1954). The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology*, 29(2), 103–137. <https://doi.org/10.1086/400074>
- Cowie, R. H. (2001). Can snails ever be effective and safe biocontrol agents? *International Journal of Pest Management*, 47(1), Article 1. <https://doi.org/10.1080/09670870150215577>

Davis, H. G. (2005). R-Selected traits in an invasive population. *Evolutionary Ecology*, 19(3), 255–274.

<https://doi.org/10.1007/s10682-005-0912-5>

Dueñas, M.-A., Hemming, D. J., Roberts, A., & Diaz-Soltero, H. (2021). The threat of invasive species to IUCN-listed critically endangered species: A systematic review. *Global Ecology and Conservation*,

26, e01476. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01476>

Escobar, J. S., Auld, J. R., Correa, A. C., Alonso, J. M., Bony, Y. K., Coutellec, M., Koene, J. M., Pointier, J.,

Jarne, P., & David, P. (2011). Patterns of mating-system evolution in hermaphroditic animals:

Correlations among selfing rate, inbreeding depression, and the timing of reproduction.

Evolution, 65(5), 1233–1253. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01218.x>

Essl, F., Lenzner, B., Bacher, S., Bailey, S., Capinha, C., Daehler, C., Dullinger, S., Genovesi, P., Hui, C.,

Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Katsanevakis, S., Kühn, I., Leung, B., Liebhold, A., Liu, C., Maclsaac, H.

J., Meyerson, L. A., Nuñez, M. A., ... Roura-Pascual, N. (2020). Drivers of future alien species

impacts: An expert-based assessment. *Global Change Biology*, 26(9), Article 9.

<https://doi.org/10.1111/gcb.15199>

Flatt, T. (2020). Life-History Evolution and the Genetics of Fitness Components in *Drosophila*

melanogaster. *Genetics*, 214(1), 3–48. <https://doi.org/10.1534/genetics.119.300160>

Gómez, B. J. (2001). Structure and Functioning of the Reproductive System. In G. M. Barker (Ed.), *The*

biology of terrestrial molluscs (pp. 307–330). CABI Pub.

Heller, J. (2001). Life History Strategies. In G. M. Barker (Ed.), *The biology of terrestrial molluscs* (pp. 413–

445). CABI Pub.

Henry, P.-Y., & Jarne, P. (2007). Marking hard-shelled gastropods: Tag loss, impact on life-history traits, and

perspectives in biology. *Invertebrate Biology*, 126(2), Article 2. [https://doi.org/10.1111/j.1744-](https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2007.00084.x)

[7410.2007.00084.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2007.00084.x)

- Jarne, P., & Charlesworth, D. (1993). The evolution of the selfing rate in functionally hermaphrodite plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 441–466.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002301>
- Johnson, E. H., Anderson, B. M., & Allmon, W. D. (2017). What can we learn from all those pieces? Obtaining data on drilling predation from fragmented high-spired gastropod shells. *PALAIOS*, 32(5), 271–277. <https://doi.org/10.2110/palo.2016.088>
- Jordaens, K., Dillen, L., & Backeljau, T. (2007). Effects of mating, breeding system and parasites on reproduction in hermaphrodites: Pulmonate gastropods (Mollusca). *Animal Biology*, 57(2), 137–195. <https://doi.org/10.1163/157075607780377965>
- Locher, R., & Baur, B. (2000). Sperm delivery and egg production of the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum* exposed to an increased sperm competition risk. *Invertebrate Reproduction & Development*, 38(1), 53–60. <https://doi.org/10.1080/07924259.2000.9652436>
- Lounnas, M., Correa, A. C., Vázquez, A. A., Dia, A., Escobar, J. S., Nicot, A., Arenas, J., Ayaqui, R., Dubois, M. P., Gimenez, T., Gutiérrez, A., González-Ramírez, C., Noya, O., Prepelitchi, L., Uribe, N., Wisnivesky-Colli, C., Yong, M., David, P., Loker, E. S., ... Hurtrez-Boussès, S. (2017). Self-fertilization, long-distance flash invasion and biogeography shape the population structure of *Pseudosuccinea columella* at the worldwide scale. *Molecular Ecology*, 26(3), Article 3.
<https://doi.org/10.1111/mec.13984>
- McCracken, G. F., & Brussard, P. F. (1980). Self-fertilization in the white-lipped land snail *Triodopsis albolabris*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14(3–4), 429–434.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00117.x>
- Miquel, S. E. (1988). Reciente introducción de un gasterópodo terrestre en la República Argentina. *Neotropica*, 33, 88.

- Moreno-Rueda, G. (2002). Selección de hábitat por *Iberus gualtierianus*, *Rumina decollata* y *Sphincterochila candidissima* (Gastropoda: Pulmonata) en una sierra del sureste español. *Iberus*, 20(1), 1–8.
- Nakadera, Y., & Koene, J. M. (2013). Reproductive strategies in hermaphroditic gastropods: Conceptual and empirical approaches. *Canadian Journal of Zoology*, 91(6), Article 6.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0272>
- Noël, E., Fruitet, E., Lelaurin, D., Bonel, N., Ségard, A., Sarda, V., Jarne, P., & David, P. (2019). Sexual selection and inbreeding: Two efficient ways to limit the accumulation of deleterious mutations. *Evolution Letters*, 3(1), 80–92. <https://doi.org/10.1002/evl3.93>
- Pauly, D., & Munro, J. L. (1984). Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte*, 2(1), 21.
- Phillips, B. L., Brown, G. P., Webb, J. K., & Shine, R. (2006). Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*, 439(7078), 803–803. <https://doi.org/10.1038/439803a>
- Pinheiro, J. C., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2017). *nlme: Linear and nonlinear mixed effects models* (Version 3.1.) [Computer software].
- Pizá, J., Spagnuoli, J. G., Dop, N. S., & Cazzaniga, N. J. (2022). From the Mediterranean to Yungas and Patagonia. Dispersal of the non-native gastropod *Rumina decollata* in Argentina. *Biologia*, 78(3), 865–871. <https://doi.org/10.1007/s11756-022-01293-3>
- Prévot, V., Jordaens, K., & Backeljau, T. (2014). Predominance of a single phylogenetic species in colonization events among a sextet of decollate land snail, *Rumina decollata* (Mollusca: Pulmonata: Subulinidae), species. *Genome*, 57(3), 161–167. <https://doi.org/10.1139/gen-2013-0187>
- Roff, D. A. (1992). *The evolution of life histories: Theory and analysis*. Chapman & Hall.
- Ruiz, G. M., & Carlton, J. T. (Eds.). (2003). *Invasive species: Vectors and management strategies*. Island Press.

- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., & Weller, S. G. (2001). The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), Article 1. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>
- Shine, R., Brown, G. P., & Phillips, B. L. (2011). An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14), Article 14. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018989108>
- Stearns, S. C. (1977). The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1), 145–171. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.001045>
- Suarez, Zillete, & Capdevila. (2013). Causas de la pérdida de biodiversidad: Especies Exóticas Invasoras. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural.*, 10. https://www.researchgate.net/publication/262236375_Causas_de_la_perdida_de_biodiversidad_Especies_Exoticas_Invasoras_Causes_of_biodiversity_loss_Invasive_Alien_Species
- Taylor, C. M., Davis, H. G., Cville, J. C., Grevstad, F. S., & Hastings, A. (2004). Consequences of an Allee effect in the invasion of a pacific estuary by *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 85(12), 3254–3266. <https://doi.org/10.1890/03-0640>
- Theologidis, I., Chelo, I. M., Goy, C., & Teotónio, H. (2014). Reproductive assurance drives transitions to self-fertilization in experimental *Caenorhabditis elegans*. *BMC Biology*, 12(1), 93. <https://doi.org/10.1186/s12915-014-0093-1>
- Tompa, A. S. (1984). *The mollusca. 7: Reproduction / ed. by A.S. Tompa (A. S. Tompa, Ed.)*. Acad. Pr.
- Tsitrone, A., Jarne, P., & David, P. (2003). Delayed selfing and resource reallocations in relation to mate availability in the freshwater snail *Physa acuta*. *The American Naturalist*, 162(4), 474–488. <https://doi.org/10.1086/376889>

Tupen, J., & Roth, B. (2001). Further spread of the introduced decollate snail, *Rumina decollata*

(Gastropoda: Pulmonata: Subulinidae), in California, USA. *Veliger*, 44, 400–404.

Vernon, J. (1995). Low reproductive output of isolated, self-fertilizing snails: Inbreeding depression or

absence of social facilitation? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological*

Sciences, 259(1355), 131–136. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0020>

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-

Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*,

416(6879), Article 6879. <https://doi.org/10.1038/416389a>