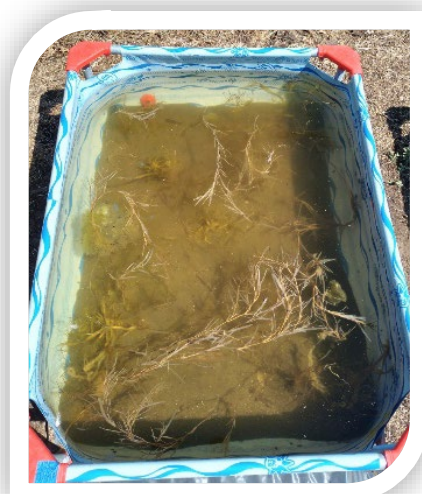




UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, BIOQUÍMICA Y FARMACIA

Resistencia biótica contra macrófitas por parte del caracol de agua dulce *Pomacea canaliculata*



Tesis para optar al grado de Licenciado en Ciencias Biológicas

Alumno: Matías Márquez
Directora: Dra. Lucía Saveanu



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, BIOQUÍMICA Y FARMACIA

Resistencia biótica contra macrófitas por parte del caracol de agua dulce *Pomacea canaliculata*

Tesis para optar al grado de Licenciado en Ciencias Biológicas

Matías Márquez

Dra. Lucía Saveanu

Agradecimientos

Al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia (UNS), por sus instalaciones para realizar este trabajo.

A CONICET, AGENCIA I+D+i y UNS, por financiar el experimento.

Al CERZOS, por el lugar para ubicar los mesocosmos, en especial a Alejandro Loydi.

A Luis y Lucas del INBIOSUR, por su ayuda en el armado del experimento.

A Ana Martínez, por los análisis de clorofila-a.

Agradecimientos personales.

Gracias, gracias, gracias!!!!

Fue un camino largo y muy difícil en lo personal, y si bien esta tesis es fruto de mi esfuerzo personal, estoy seguro que sin las interacciones bióticas (¡humor biológico!) con las que me tope en la carrera y que me llevo para el resto de mi vida, no la hubiera alcanzado.

Es por esto que digo gracias a mis compañeros de cursada que hicieron más llevaderas las horas de aula y de laboratorio (a veces eternas y muy pesadas).

Gracias a mis amigos del pueblo con los que nunca falta un mate, una cervecita, una comilona, pero por sobre todo que nunca faltan esas risas y momentos que me hacen tan bien. A los chicos de voley, va mejor dicho amigos, amigos con todas las letras, otro grupo hermoso generador de anécdotas, risas y endorfinas que me encontré al venir a estudiar.

Tras lo vivido en estos últimos años siento la necesidad, y de corazón lo digo, de darles las gracias a la toda la gente del laboratorio de eco que desde el primer momento me hicieron sentir uno más del grupo y siempre me ofrecieron su ayuda y consejos desinteresadamente. Gracias en especial a vos Lu por aceptarme como discípulo, por incentivarme constantemente a nuevos desafíos académicos, por tener en cuenta siempre mi opinión durante la evolución de esta tesis, por enseñarme como es la investigación científica y por sobre todo gracias por ayudarme a resurgir en un momento bisagra de mi carrera.

Gracias papi, gracias mami (sé que estás orgullosa), gracias por su amor, por confiar en mí más que yo mismo a veces, gracias por estar siempre que los necesité con un abrazo inmediato. A ustedes Luqui y Costy que estuvieron día a día y se volvieron un apoyo gigante, que fueron y son un modelo a seguir en muchos aspectos y por lo cual estoy

orgullosa de los hermanos que tengo. A vos Neri, mi amor, mi compañera, gracias por festejar incluso más yo cada pacito que di en la carrera, por estar en los días buenos y no tan buenos, gracias por hacerme tan feliz y por hacer que la vida sea más linda de a dos. Gracias infinitas como el amor que les tengo a ustedes cinco, sin ustedes este presente no sería el que es.

Gracias.

INDICE

Resumen	1
Introducción	2
Materiales y Métodos	
Origen y mantenimiento de macrófitas	5
Origen y mantenimiento de <i>Pomacea canaliculata</i>	6
Preparación y desarrollo del experimento en mesocosmos	7
Obtención de datos	10
Análisis estadísticos	11
Resultados	13
Discusión	20
Bibliografía	25

Resumen

La macrofitofagia del caracol de agua dulce nativo de Sudamérica *Pomacea canaliculata*, es responsable de severos impactos ecosistémicos y económicos en sitios invadidos. La herbivoría diferencial de este caracol ha permitido postularlo como agente de resistencia biótica, entendida como los efectos negativos que especies residentes tienen sobre nuevas especies que llegan. Para determinar si este caracol altera las relaciones de dominancia entre macrófitas nativas y exóticas, sumergidas y flotantes, a raíz de su herbivoría diferencial y si además, afecta al fitoplancton y a variables fisicoquímicas del agua y del sedimento, se desarrolló durante un verano un experimento al aire libre en 16 mesocosmos con fondo de sedimento natural dentro del rango nativo de distribución de este caracol. En 8 mesocosmos se colocaron macrófitas de hábito de crecimiento foliar flotante: *Limnobium laevigatum* (exótica) y *Ludwigia peploides* (nativa) y en los restantes 8, macrófitas de hábito de crecimiento foliar sumergido: *Vallisneria spiralis* (exótica) y *Stuckenia striata* (nativa). En la mitad de los mesocosmos de ambos tipos de macrófitas se colocaron dos machos adultos de *P. canaliculata* y en los restantes no (control). En cada mesocosmos, quincenalmente se estimó la cobertura de cada macrófita y se midieron variables fisicoquímicas del agua. Al finalizar el verano, se cuantificaron variables limnológicas del agua y del sedimento, biomasa viva de cada macrófita y biomasa detrítica total por mesocosmos. Los resultados de coberturas y de biomasa no mostraron efectos de la herbivoría en las flotantes, pero sí en las sumergidas, siendo más intensamente ingerida la exótica respecto de la nativa. Los efectos indirectos de la herbivoría mostraron incrementos en las concentraciones de clorofila-a y fósforo total del agua, sin alterar la turbidez ni demás variables fisicoquímicas y limnológicas. La menor palatabilidad de las macrófitas flotantes junto a la estrategia del caracol de evitación de predadores visuales, explicarían su menor herbivoría en relación a sumergidas. La mayor intensidad herbívora sobre la macrófita sumergida exótica en relación a la nativa reflejada en los resultados de cobertura y biomasa, sería el mecanismo causal de la resistencia biótica que este caracol otorga a la comunidad que habita, reduciendo las posibilidades de establecimiento de especies exóticas y favoreciendo la dominancia de nativas. Las altas tasas de ingestión de macrófitas, produjeron mayor liberación de nutrientes al medio favoreciendo el aumento del fitoplancton, desencadenando el pasaje de un estado de aguas claras con dominancia de macrófitas, a uno de turbidez permanente dominado por fitoplancton, lo que podría disminuir la normal penetración de la radiación, afectando de manera negativa, principalmente a las macrófitas sumergidas. Estos resultados, mejorarían la comprensión de los impactos que este caracol genera, tanto en sitios donde es una especie nativa como en sitios en los que invade.

Introducción

Pomacea canaliculata (Lamarck, 1822) es un caracol de agua dulce nativo de América del Sur perteneciente a la familia Ampullariidae (Caenogastropoda). Su rango de distribución natural abarca desde el Sur de Brasil hasta el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires en Argentina (Martín *et al.*, 2001), encontrándose muy extendido y con gran abundancia en diversos cuerpos de agua, como lagos de baja profundidad y arroyos de las Pampas Australes (Seuffert & Martín, 2013). Sin embargo, desde décadas pasadas han ocurrido introducciones de este caracol en distintos lugares del mundo, por motivos tales como mascotismo, acuarismo o como fuente de alimento (Cowie, 2002). Desde entonces se ha registrado al “caracol manzana” en humedales de América del Norte (Rawlings *et al.*, 2007; Campos *et al.*, 2013), del Sudeste Asiático (Halwart, 1994) y en África (Buddie *et al.*, 2021). Proyecciones través de modelos de expansión de nicho indicarían que su distribución global podría extenderse aún más en el futuro (Seuffert & Martín, 2021).

Los humedales son biomas con una productividad específica muy alta, una gran biodiversidad y que a su vez proporcionan gran variedad de servicios ecosistémicos (Simberloff, 2013). Una de las mayores amenazas a las que se enfrenta la conservación de estos ambientes, al igual que tanto otros, es la propagación de especies invasoras (Zedler & Kercher, 2005). *Pomacea canaliculata* es el único caracol de agua dulce que integra la lista de las 100 peores especies invasoras del mundo (Lowe *et al.*, 2000). Los impactos negativos resultantes tras su llegada son tanto a nivel ecosistémico, por la pérdida de biodiversidad y servicios ecosistémicos, como a nivel económico por los daños a cultivos semisumergidos, como por ejemplo el cultivo de arroz (Horgan *et al.*, 2014, Martín *et al.*, 2019). Este caracol presenta ciertas características que le permiten adaptarse a condiciones ambientales diversas y que posiblemente contribuyan a su éxito como invasor, como la alta tasa de crecimiento y reproducción (Estebenet & Martín, 2002), la respiración anfibia y la estivación (Cowie, 2002), tasas de ingestión muy elevadas (Tamburi & Martín, 2009) y la ingestión de una amplia variedad de recursos tróficos (Saveanu & Martín, 2020).

Desde el punto de vista trófico, este caracol es considerado un generalista capaz de alimentarse del perifiton y neuston, de restos de animales muertos, de otros macroinvertebrados y de caracoles de agua dulce y sus huevos (Kwong *et al.*, 2009, Saveanu & Martín, 2014, 2015; Saveanu *et al.*, 2017, Maldonado & Martín, 2018, Maldonado *et al.*, 2022), siendo las macrófitas y los detritos los ítems mayormente consumidos (Hayes *et al.*, 2015, López-van Oosterom *et al.*, 2016, Manara *et al.*, 2024). En relación a la ingestión de macrófitas, se ha evidenciado que *P. canaliculata* presenta una elección preferencial entre las especies disponibles en el lugar, tanto en su rango de distribución nativo como en sitios invadidos (Estebenet, 1995, Morrison & Hay, 2011b, Manara *et al.*,

2019). A su vez, la herbivoría diferencial del caracol se relaciona con el hábito de crecimiento de las macrófitas y con el grado de palatabilidad en función del valor nutricional y de las defensas que la misma posea, con diferencias según sean especies nativas o exóticas (Burlakova *et al.*, 2009, Morrison & Hay, 2011a, Xu *et al.*, 2016, Manara *et al.*, 2019).

El concepto de resistencia biótica fue propuesto por Elton (1958) y establece que las comunidades con mayor riqueza a nivel de especies, tienen más probabilidades de estar compuestas por competidores o depredadores fuertes, los cuales disminuirían la invasibilidad de la comunidad que integran. Es decir que las especies residentes, sean nativas o exóticas, al interactuar con las especies que llegan a la comunidad, generarían efectos negativos sobre el establecimiento y desempeño de estas últimas (Levine *et al.*, 2004). La resistencia biótica sobre especies colonizadoras o invasoras puede surgir de interacciones de competencia, depredación, herbivoría o transmisión de enfermedades, ayudadas por las condiciones abióticas locales. En los ecosistemas de agua dulce, la resistencia biótica es determinada mayormente por las interacciones de consumo, como la depredación o herbivoría, que por interacciones de competencia interespecífica (Alofs & Jackson, 2014). Si bien *P. canaliculata* como invasor es causante de innumerables efectos negativos (Martín *et al.*, 2019), las características que le permitieron el éxito como invasor también serían responsables de aumentar la resistencia biótica del sitio que invadió, una vez que se haya establecido, impidiendo la colonización de nuevas especies que pueden llegar a ese lugar (Henriksson *et al.*, 2016). Este comportamiento podría también encontrarse dentro del rango nativo de especies que son invasoras en otros lugares.

En zonas donde ha invadido, *P. canaliculata* puede eliminar completamente la comunidad de macrófitas, pero sin llegar a este resultado extremo y como consecuencia de la herbivoría diferencial, también es capaz de alterar la dominancia de las especies presentes. Los efectos directos generan cambios en la estructura comunitaria, haciendo que las macrófitas menos palatables y por ende menos preferidas sean dominantes a expensas de aquellas de mayor palatabilidad y mayor preferencia (Qiu & Kwong, 2009). Dados los antecedentes de la herbivoría diferencial de *Pomacea canaliculata* (Estebenet, 1995; Manara *et al.*, 2019), resulta interesante evaluar si dichas diferencias son capaces de aumentar la resistencia biótica de la comunidad que integra en su rango más austral de distribución natural.

La comunidad de macrófitas es una pieza fundamental en el funcionamiento de los humedales. Las macrófitas oxigenan y purifican el agua por la captación de amoníaco, brindan refugio y alimento a organismos acuáticos, e intervienen en patrones de flujo de nutrientes, niveles de sedimentación, gradientes de luz y temperatura a través del cuerpo de

agua (De Nie, 1987; Petr, 2000). Scheffer (1993) planteó que existe un equilibrio en estanques o lagos poco profundos, de estados alternativos de: aguas claras con una alta cobertura de macrófitas, y un estado de agua turbia con una alta biomasa de fitoplancton. Las macrófitas mantienen el estado de agua clara al reducir la penetración de la luz y evitar la resuspensión de sedimento rico en nutrientes, minimizando así los afloramientos del fitoplancton. Por otro lado, los herbívoros al alimentarse de las macrófitas, reducen la cobertura de las mismas y liberan nutrientes al medio promoviendo el desarrollo del fitoplancton, que sumado a la mayor resuspensión sedimentaria generan el paisaje ecosistémico de aguas turbias. Carlsson (2004) registró en distintos humedales tropicales invadidos por *P. canaliculata* que, a mayor densidad poblacional del caracol, menor era el número de especies de macrófitas presentes preferidas por el caracol y menor la cobertura de las mismas. A la par que, a mayor densidad de caracoles, mayores eran las concentraciones de nitrógeno y fósforo, y, la biomasa del fitoplancton.

Para determinar si la herbivoría de *Pomacea canaliculata* representa un mecanismo que aporte a la resistencia biótica contra macrófitas exóticas de la comunidad que integra, mediante un experimento en mesocosmos a largo plazo y bajo condiciones ambientales naturales, se pretende determinar si la ingesta diferencial del caracol altera las relaciones de dominancia entre macrófitas nativas y exóticas, y de hábito de crecimiento foliar flotante y sumergido. A su vez, se evaluará si la herbivoría afecta de forma diferencial al fitoplancton, y a diversas variables fisicoquímicas del agua y del sedimento.

Materiales y Métodos

Origen y mantenimiento de macrófitas

Las macrófitas del mismo hábito de crecimiento foliar a utilizar fueron elegidas por presentar similares valores nutricionales. Las especies nativas utilizadas comparten parte del rango de distribución natural de *Pomacea canaliculata* y son muy frecuentes y abundantes en los arroyos del SO bonaerense habitados por este caracol mientras que las especies exóticas utilizadas no se encuentran presentes en arroyos habitados por este caracol (Manara *et al.*, 2024). De todos modos, para evitar potenciales interferencias por interacciones previas entre las macrófitas y los caracoles a utilizar (Morrison & Hay, 2011a), las mismas fueron colectadas en arroyos donde *Pomacea canaliculata* naturalmente no habita (Martín & De Francesco, 2006). De las macrófitas de hábito de crecimiento foliar (HCF) flotante, tanto la nativa *Ludwigia peploides* (Kunth) P. H. Raven, como la exótica *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine, fueron recolectadas en el arroyo Sauce Chico (38° 2' 51" S, 62° 7' 41" O). *Ludwigia peloides* es una hierba perenne, flotante, de tallos decumbentes con hojas pecioladas de lámina elíptica u oval y con flores amarillas en ramas emergentes (Figura 1 A). *Limnobium laevigatum* es una hierba estolonífera con hojas pecioladas en roseta con lámina oval o elíptica que presenta en su cara inferior un parénquima aerífero que posibilita su flotabilidad (Figura 1 B). De las macrófitas con HCF sumergido, la nativa *Stuckenia striata* (Ruiz & Pav.) Holub fue recolectada del arroyo Napostá Grande en cercanías a la localidad de Tres Picos (38° 17' 47" S, 62° 10' 15" O) y la exótica *Vallisneria spiralis* L. fue obtenida en una piscifactoría de Bahía Blanca (38° 41' 5" S, 62° 20' 6" O). *Stuckenia striata* es una hierba sumergida de tallo cilíndrico ramificado apicalmente, con hojas sésiles y acintadas y flores numerosas poco vistosas que producen frutos subglobosos (Figura 1 C). *Vallisneria spiralis* una hierba sumergida dioica con tallo de entrenudos cortos que porta hojas acintadas, los pies masculinos tienen flores pequeñas amarillas próximas a las raíces y en los femeninos, las flores están sostenidas por largos pedúnculos filiformes y espiralados (Figura 1 D). Una vez colectadas las macrófitas fueron mantenidas con agua de su lugar de procedencia durante un día, hasta su colocación en los mesocosmos.

Figura 1. Fotos de las macrófitas utilizadas en el experimento en mesocosmos. **A.** *Ludwigia peloides*. **B.** *Limnobium laevigatum*. **C.** *Stuckenia striata*. **D.** *Vallisneria spiralis*.



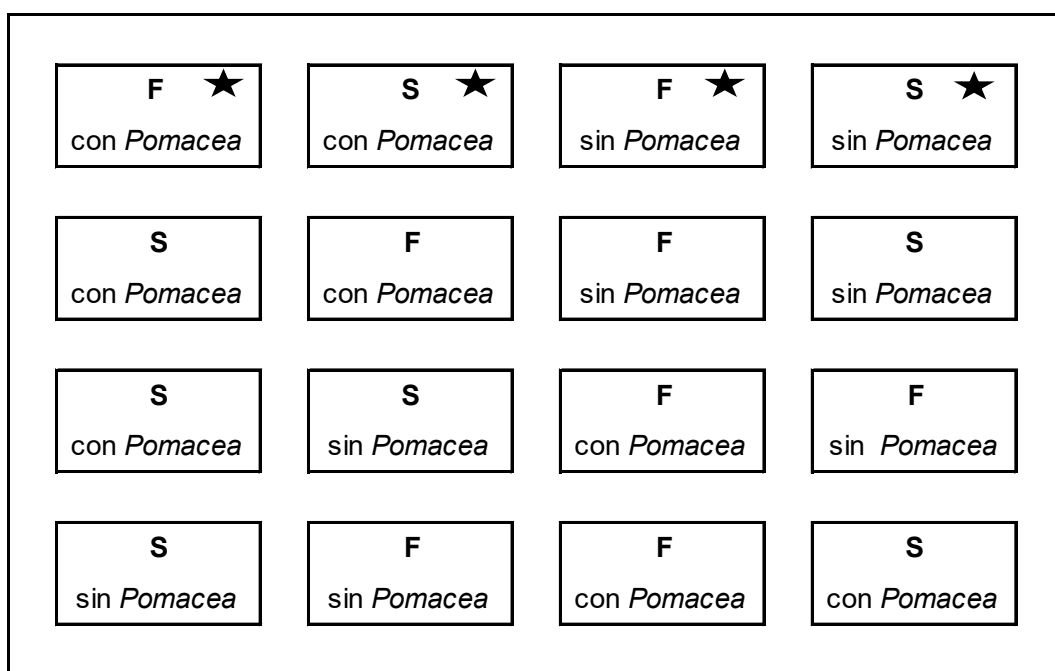
Origen y mantenimiento de *Pomacea canaliculata*

Los individuos de *P. canaliculata* a utilizar en el experimento fueron colectados de una población natural establecida en el Arroyo Corto cerca de la localidad de Espartillar (37° 20' 48" S, 62° 25' 19" O), donde ninguna de las macrófitas a utilizar se encuentra presente (Manara *et al.*, 2024). De dicha población solo se extrajeron machos con un rango de longitudes totales entre 36,3 mm y 44,6 mm. La elección del sexo se fundamentó en evitar posibles escapes por parte de las hembras, asociados con la oviposición aérea que caracteriza la especie (Albrecht *et al.*, 1996, Manara *et al.*, 2019). Una vez recolectados, fueron mantenidos durante una semana en el laboratorio bajo las siguientes condiciones estandarizadas: en grupos de 10 individuos por acuario, expuestos a un fotoperiodo de 14 horas de luz y 10 horas de oscuridad, con temperatura constante de 25°C, agua saturada de carbonato de calcio y alimentación *ad libitum* basada en lechuga fresca.

Preparación y desarrollo del experimento en mesocosmos

El experimento, desarrollado en el campo experimental del CERZOS (UNS-CONICET), fue de tipo factorial siendo un factor el hábito de crecimiento foliar de las macrófitas (HCF) flotante o sumergido y el otro factor, la presencia/ausencia de *Pomacea canaliculata* (P/A caracol). Se establecieron 16 estanques usados como mesocosmos, de los cuales ocho tuvieron dos especies de macrófitas de HCF flotante: la nativa *Ludwigia peploides* y la exótica *Limnobium laevigatum* y en los restantes ocho mesocosmos, se colocaron las dos especies de macrófitas de HCF sumergidas: la nativa *Stuckenia striata* y la exótica *Vallisneria spiralis*. La mitad de los mesocosmos con macrófitas flotantes y la mitad con macrófitas sumergidas contaron con la presencia de *P. canaliculata* y los restantes mesocosmos no, utilizándolos como control de cada hábito de crecimiento foliar de las macrófitas. Las cuatro réplicas para cada combinación de factores se distribuyeron aleatoriamente (Figura 2).

Figura 2. Diagrama de la disposición de los mesocosmos y de los factores testeados: hábito de crecimiento foliar flotante (F) o sumergido (S) y presencia/ausencia de *P. canaliculata*. Las estrellas indican los mesocosmos con *data-loggers*.



Los 16 mesocosmos (ancho: 0,95 m, largo: 1,30 m, alto 0,40 m) llenados con agua de red hasta una profundidad de 0,25 m (300 l), fueron expuestos a las condiciones naturales del ambiente. El fondo de cada mesocosmos fue cubierto con aproximadamente 2 cm de sedimento natural proveniente del arroyo Napostá Grande (campus UNS, Bahía Blanca, 38° 41' 24" S, 62° 14' 43" O), curso de agua en el cual el caracol no está presente. Con la finalidad de que el sedimento decantara y se estabilizaran las condiciones de los mesocosmos, se dejó transcurrir una semana para luego colocar las dos macrófitas, nativa y exótica correspondiente según el HCF flotante o sumergido, en cada mesocosmos (6 matas de cada especie). En el caso de las macrófitas sumergidas, se procedió a la plantación de las mismas enterrando sus raíces.

A fin de permitir el establecimiento de las macrófitas, luego de una semana de colocadas, se introdujeron aleatoriamente según correspondiera, dos machos de *Pomacea canaliculata* por mesocosmos (Figura 2). La colocación de los caracoles marcó el inicio del experimento y, por lo tanto, el primer registro de cobertura de las macrófitas.

El experimento se desarrolló desde el 29 de diciembre de 2022 hasta el 22 de marzo de 2023, siendo el verano el momento del año en el cual el caracol presenta los mayores niveles de actividad (Seuffert *et al.*, 2010). Durante las 12 semanas de duración del experimento, la temperatura media del aire fue 23,1 °C ($\pm 6,5$ DE, Figura 3) y el período de exposición solar fue de 15 h al inicio del experimento y de 13 h al final del mismo, con radiaciones máximas diarias entre 201 y 1092 W.m⁻² (Figura 4), datos provistos por la estación meteorológica del CERZOS situada a 350 m de los mesocosmos. Además, en un mesocosmos de cada combinación de factores se mantuvo sumergido un *data-logger* Hobo® para registrar cada hora la temperatura del agua (°C) y la intensidad lumínica (lm. m⁻²) a nivel de fondo (Figura 2), obteniendo un valor medio de temperatura del agua de 25,79 °C ($\pm 5,34$, Figura 3) y valores medios de luz máxima a nivel de fondo entre 2708,24 y 18880,00 lm.m⁻² (Figura 4).

Figura 3. Medias diarias de la temperatura del aire y del agua de los mesocosmos durante la realización del experimento.

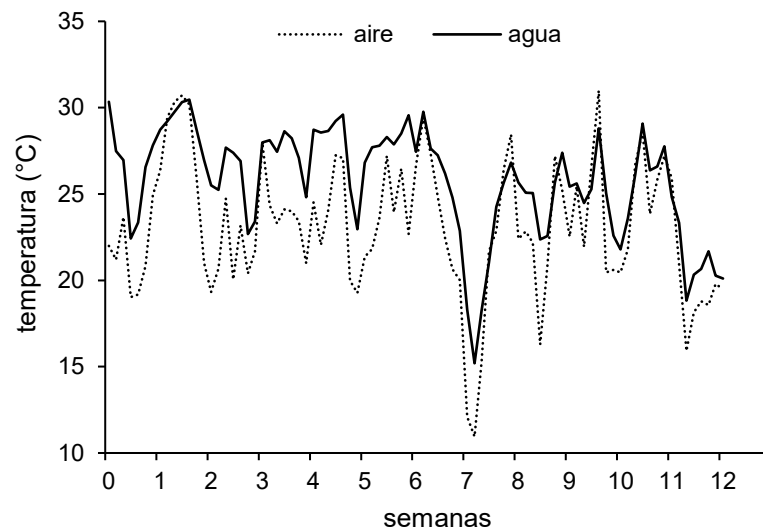
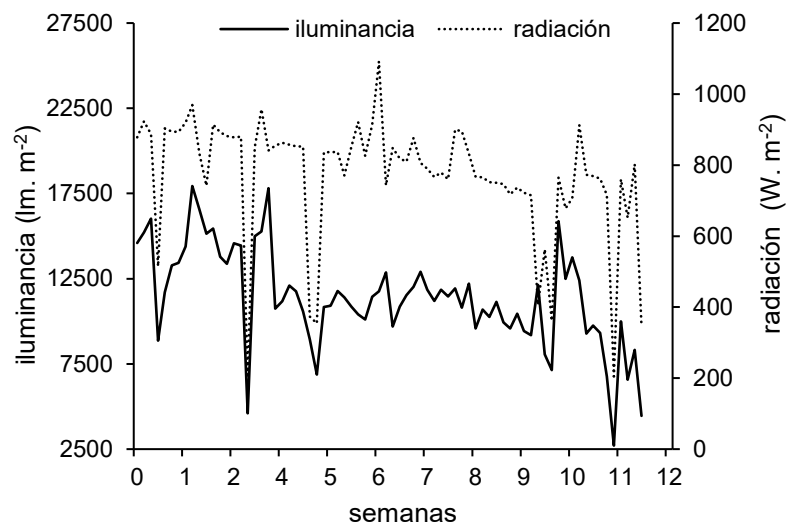


Figura 4. Medias diarias de radiación solar máxima (W. m^{-2}) y de iluminancia máxima a nivel de fondo de los mesocosmos (lm. m^{-2}) durante la realización del experimento.

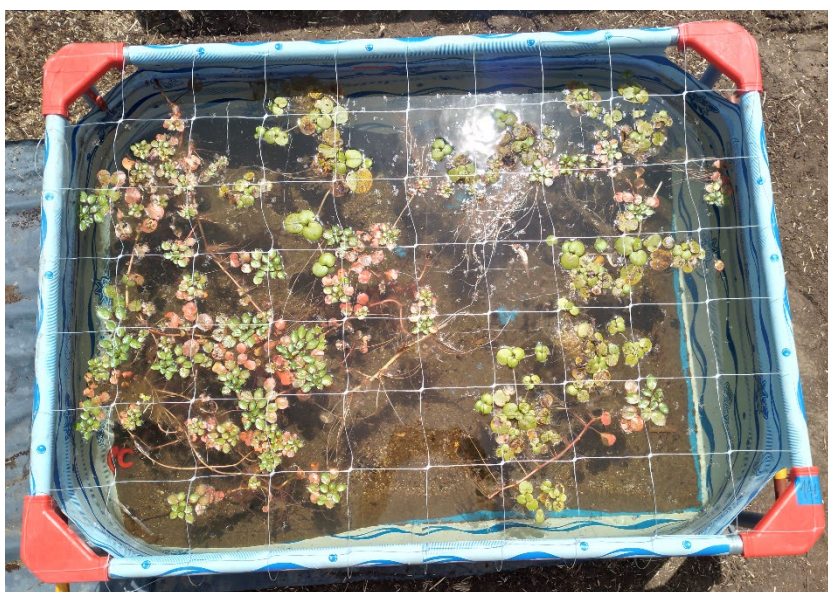


Durante la duración del experimento, 2 veces por semana se controló la presencia y estado de los caracoles y se agregó agua para reponer la pérdida originada por evaporación. El agregado de agua se realizaba con un flujo suave para evitar resuspender sedimento del fondo y generar turbidez. En el caso que el agregado de agua coincidiera con el día de registro de variables, se realizaba siempre al finalizar las correspondientes mediciones.

Obtención de datos

Durante las 12 semanas en que se desarrolló el experimento, cada dos semanas se llevó a cabo la medición de la cobertura de cada especie de macrófita utilizando una cuadrícula plástica con celdas de 12 cm x 12 cm sobre cada mesocosmos para sistematizar la observación (Figura 5). Para cada celda se registró la presencia de cada macrófita haciendo referencia a la presencia de alguna de las partes que son ingeridas por *P. canaliculata*, considerando que de *V. spiralis* y *L. peploides* ingiere solo las hojas y de *L. laevigatum* y *S. striata* ingiere tanto hojas como los tallos (Manara *et al.*, 2022; Saveanu & Martín, 2023). Con dichos datos y en relación a la superficie total de la pileta (66 celdas, sin contar las cuatro celdas de los vértices) se calculó la cobertura (%) de cada especie. El mesocosmos a partir de cual se iniciaba el recorrido para registrar la cobertura fue establecido de manera aleatoria en cada fecha de observación.

Figura 5. Mesocosmos con cuadrícula plástica utilizada para sistematizar las estimaciones de cobertura de las macrófitas.



También cada dos semanas y en coincidencia con la fecha de medición de cobertura se registraron variables físico-químicas del agua: oxígeno disuelto, conductividad, pH y turbidez a través de una sonda multiparamétrica (Horiba H-52®). Para evitar variaciones entre observaciones por la hora del día y la temperatura del agua, a lo largo del experimento, las mediciones se hicieron a las 8.30 h, iniciando siempre por el mismo mesocosmos y manteniendo el patrón de recorrido a lo largo de las observaciones.

Una vez finalizada la última medición de cobertura del experimento, de cada uno de los mesocosmos se registraron diversas variables limnológicas. Se tomaron muestras de agua (1000 ml) para cuantificar los contenidos de clorofila-a ($\mu\text{g. l}^{-1}$), fósforo total (mg. l^{-1}) y nitrógeno inorgánico (mg. l^{-1}) y muestras de sedimento (100 mg) para estimar fósforo disponible (mg. kg^{-1}), nitrógeno total (%) y contenido de materia orgánica (% carbono total), determinaciones realizadas por LANAQUI-CERZOS. Luego, en cada mesocosmos, se realizó la extracción manual de la totalidad de macrófitas presentes por encima del sustrato, recolectando por separado los tejidos vivos de aquellos restos muertos, para estimar posteriormente, la biomasa viva y la detrítica, respectivamente. Estas muestras fueron fijadas con alcohol 96% y conservadas refrigeradas hasta su procesamiento. Para estimar la biomasa viva de cada especie se consideraron solo aquellas partes de cada macrófita que son ingeridas por el caracol. Los restos de material vegetal muerto provenientes de las macrófitas que habían sido colectados, fueron pesados en conjunto para obtener la biomasa detrítica total de cada mesocosmos. Para extraer el excedente de agua, cada muestra de biomasa fue centrifugada de manera estandarizada, y posteriormente pesada con una balanza de precisión de 1 mg.

Análisis estadísticos

La cobertura de cada macrófita fue analizada mediante ANOVAs dobles de medidas repetidas siendo el factor intra-sujetos el tiempo y los factores entre sujetos el hábito de crecimiento foliar de las macrófitas (HCF) y la presencia/ausencia de *P. canaliculata* (P/A caracol). Dado que la interacción entre los factores resultó significativa ($p < 0,015$), se realizó un ANOVA simple de medidas repetidas, para cada hábito de crecimiento foliar siendo el factor intra-sujetos el tiempo y el factor entre sujetos P/A caracol. Cuando se rechazó la esfericidad de los datos, se usó la corrección de Greenhouse-Geisser para los grados de libertad (test de Mauchly's W, $p < 0,05$).

Las variables físico-químicas registradas del agua: oxígeno disuelto, conductividad, pH y turbidez fueron analizadas mediante ANOVAs dobles de medidas repetidas considerando como factor intra-sujetos el tiempo y como factores entre sujetos el hábito de crecimiento foliar de las macrófitas (HCF) y la presencia/ausencia de *P. canaliculata* (P/A caracol).

Las variables limnológicas registradas: clorofila-a y fósforo total del agua, nitrógeno total y fósforo disponible en sedimento fueron analizadas mediante ANOVAs dobles siendo los factores principales el hábito de crecimiento foliar de las macrófitas (HCF) y la presencia/ausencia de *P. canaliculata* (P/A caracol). El test de Levene mostró falta de

homogeneidad en las varianzas de las variables nitrógeno inorgánico en agua y carbono total en sedimento ($p < 0,026$), por lo cual se analizaron con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para dos factores.

Las biomásas vivas de las macrófitas nativas y exóticas fueron analizadas con ANOVAs dobles considerando los factores: hábito de crecimiento foliar de las macrófitas (HCF) y presencia/ausencia de *P. canaliculata* (P/A caracol). Al resultar significativa la interacción entre ambos factores ($p < 0,002$), se realizaron ANOVAs simples para cada hábito de crecimiento foliar con P/A caracol como único factor. Se observó falta de homogeneidad de varianzas en las biomásas vivas de las macrófitas exóticas (test de Levene $p < 0,001$), por ende, se procedió a la transformación logarítmica de los datos. Las biomásas detríticas totales fueron analizadas por separado para los datos provenientes de mesocosmos con macrófitas flotantes y aquellos con macrófitas sumergidas, mediante ANOVAs simples siendo el factor P/A caracol.

Resultados

Las cuatro especies de macrófitas utilizadas se establecieron correctamente en los mesocosmos, detectándose brotes en todas ellas, flores en *V. spiralis*, *S. striata* y frutos en *S. striata*. Durante los monitoreos de los mesocosmos realizados a lo largo del experimento fueron hallados un total de seis caracoles muertos y reemplazados inmediatamente por otros de talla similar de la misma población natural. Los caracoles restantes sobrevivieron durante todo el experimento.

Las coberturas de las macrófitas flotantes disminuyeron respecto de los valores iniciales, en particular disminuyeron un 12% para la nativa *Ludwigia peploides* y un 41% para la exótica *Limnobium laevigatum*, sin registrarse en ellas un efecto debido a la presencia de *P. canaliculata* (Figura 6 A, Tabla 1). Tanto en la macrófita sumergida nativa como en la exótica se detectó un efecto significativo sobre la cobertura debido a la presencia del caracol ($p < 0,01$, en ambos casos, Tabla 1), generando en la nativa *Stuckenia striata* una disminución media del 54% en presencia de *Pomacea* y un aumento del 25% en ausencia de *Pomacea* y en la exótica *Vallisneria spiralis*, disminuciones del 64% y 21%, respectivamente (Figura 6 B).

Figura 6. Cobertura media (%) de las macrófitas en cada observación realizada en los mesocosmos con presencia/ausencia de *P. canaliculata*. **A.** Macrófitas flotantes. **B.** Macrófitas sumergidas. Línea verde: nativa, línea roja: exótica.

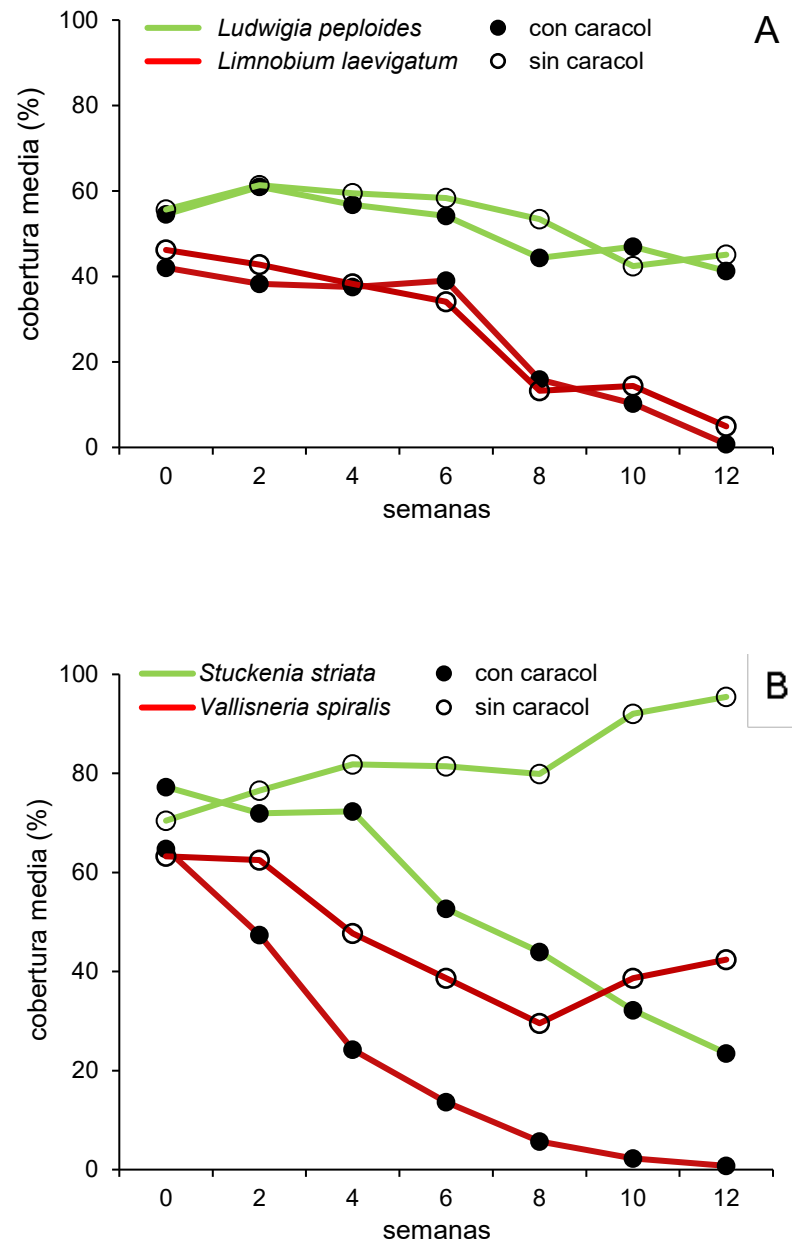


Tabla 1. Resultados de ANOVAs simples de medidas repetidas para la cobertura (%) de las macrófitas flotantes y sumergidas en los mesocosmos, factor intra-sujetos: tiempo, factor entre sujetos: presencia/ausencia de *P. canaliculata* (P/A caracol). En **negrita** se muestran los valores significativos ($p \leq 0,05$).

Cobertura	Tiempo		P/A caracol		Tiempo x P/A caracol	
<i>L. peploides</i>	$F_{2,49;14,98}=13.170$	p <0.001	$F_{1,6}=0.400$	p=0.550	$F_{2,49;14,98}=1.183$	p=0.343
<i>L. laevigatum</i>	$F_{2,94;17,65}=121.476$	p <0.001	$F_{1,6}=0.381$	p=0.560	$F_{2,94;17,65}=1.661$	p=0.212
<i>S. striata</i>	$F_{6,36}=9.411$	p <0.001	$F_{1,6}=49.545$	p <0.001	$F_{6,36}=39.946$	p <0.001
<i>V. spiralis</i>	$F_{6,36}=43.875$	p <0.001	$F_{1,6}=10.005$	p =0.019	$F_{6,36}=6.522$	p <0.001

Ninguna de las variables físicoquímicas del agua fueron afectadas significativamente por el tipo de hábito foliar de las macrófitas ni tampoco por la presencia del caracol en los mesocosmos ($p > 0.112$ en todos los casos, Tabla 2). Sin embargo, oxígeno disuelto, conductividad y pH mostraron una leve tendencia a aumentar a medida que transcurría el experimento ($p < 0,001$).

Tabla 2. Resultados de ANOVAs dobles de medidas repetidas para las variables físicoquímicas del agua en los mesocosmos durante el experimento. Factor intra-sujetos: tiempo, factores entre sujetos: hábito de crecimiento foliar de las macrófitas (HCF) y presencia/ausencia de *P. canaliculata* (P/A caracol). En **negrita** se muestran los valores significativos ($p \leq 0,05$).

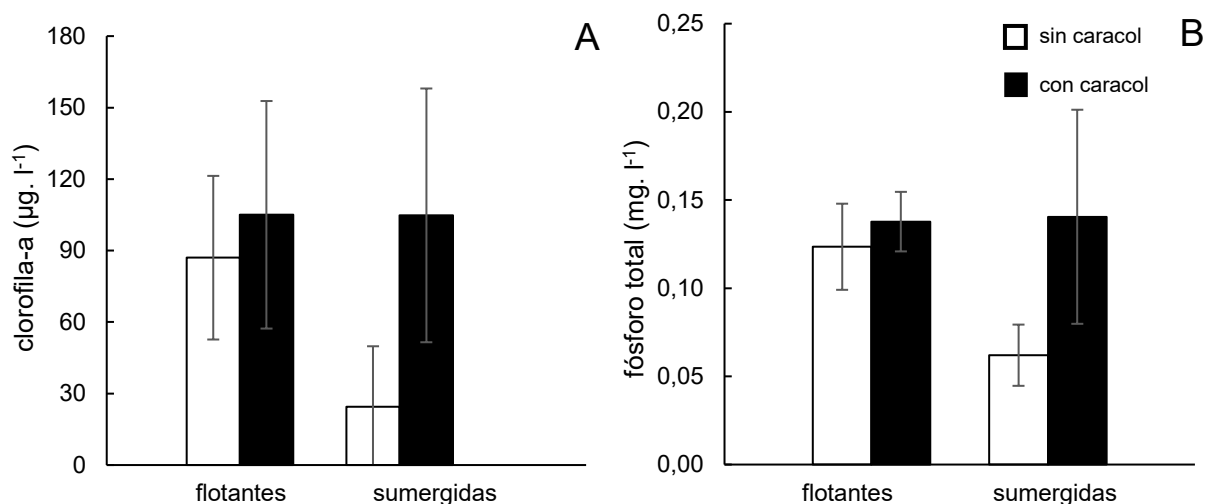
Variable	Tiempo		HCF x P/A caracol		HCF		P/A caracol	
O₂ disuelto	$F_{6,72}=27,268$	p <0,001	$F_{1,12}=0,145$	p=0,710	$F_{1,12}=1,894$	p=0,194	$F_{1,12}=1,510$	p=0,243
Conductividad	$F_{1,96;23,53}=76,676$	p <0,001	$F_{1,12}=0,621$	p=0,446	$F_{1,12}=0,346$	p=0,567	$F_{1,12}=0,370$	p=0,554
pH	$F_{3,18;38,25}= 32,893$	p <0,001	$F_{1,12}=0,057$	p=0,815	$F_{1,12}=1,020$	p=0,332	$F_{1,12}= 0,253$	p=0,624
turbidez	$F_{1,69;20,34}=3,169$	p=0,070	$F_{1,12}=1,667$	p=0,221	$F_{1,12}=0,418$	p=0,530	$F_{1,12}=2,937$	p=0,112

En cuanto a las variables limnológicas del agua, ninguna resultó ser afectada por el hábito de crecimiento de las macrófitas ($p > 0.118$ en todos los casos, Tabla 3), y solo fueron afectadas por la presencia de *P. canaliculata* la concentración de clorofila-a y de fósforo total en el agua, con valores significativamente mayores de ambas variables en presencia del caracol que en ausencia del mismo (Tabla 3, Figura 7 A, B). La concentración de nitrógeno inorgánico no fue afectada por ninguno de los factores y mostró valores medios entre 1,94 y 2,35 mg. l⁻¹. Las restantes variables limnológicas correspondientes al sedimento no fueron afectadas por ninguno de los factores ($p > 0.231$ en todos los casos, Tabla 3) y se registraron valores medios de carbono total entre 12,13 y 21,41%, de nitrógeno total entre 0,614 y 1,007% y de fósforo disponible entre 3,775 y 4,250 mg. Kg⁻¹.

Tabla 3. Resultados de los análisis de dos factores para las variables limnológicas registradas al finalizar el experimento en los mesocosmos, ANOVAs dobles para clorofila-a y fósforo total en agua y nitrógeno total y fósforo disponible en sedimento; Kruskal Wallis doble para nitrógeno inorgánico en agua y carbono total en el sedimento. Factores principales: hábito de crecimiento foliar (HCF) y presencia/ausencia *P. canaliculata* (P/A caracol). En **negrita** se muestran los valores significativos ($p \leq 0,05$).

Variable	HCF x P/A caracol		HCF		P/A caracol	
Clorofila-a	$F_{1;12}=2,237$	$p=0,161$	$F_{1;12}=2,273$	$p=0,158$	$F_{1;12}=5,572$	$p=0,036$
P total	$F_{1;12}=3,393$	$p=0,090$	$F_{1;12}=2,837$	$p=0,118$	$F_{1;12}=7,071$	$p=0,021$
N inorgánico	$H_1=3,002$	$p=0,083$	$H_1=0,705$	$p=0,400$	$H_1=0,068$	$p=0,792$
C total	$H_1=0,176$	$p=0,674$	$H_1=0,797$	$p=0,372$	$H_1=0,223$	$p=0,636$
N total	$F_{1;12}=0,028$	$p=0,871$	$F_{1;12}=1,589$	$p=0,231$	$F_{1;12}=0,863$	$p=0,371$
P disponible	$F_{1;12}=0,304$	$p=0,592$	$F_{1;12}=0,015$	$p=0,905$	$F_{1;12}=0,375$	$p=0,552$

Figura 7. Medias $\pm$ desvío estándar de las variables limnológicas del agua y del sedimento de los mesocosmos con macrófitas flotantes y sumergidas y con presencia/ausencia de *P. canaliculata*. **A.** Clorofila-a ($\mu\text{g. l}^{-1}$). **B.** Fósforo total (mg. l^{-1}).



Las biomásas vivas de las macrófitas flotantes *L. peploides* nativa y *L. laevigatum* exótica, no fueron afectadas significativamente por la presencia del caracol (Tabla 4, Figura 8 A). Sin embargo, las biomásas vivas de las macrófitas sumergidas fueron significativamente menores ante la presencia de *P. canaliculata* (Tabla 4), con valores medios siete veces menor en la nativa *S. striata* y 21 veces menor en la exótica *V. spiralis* (Figura 8 B). Las biomásas detriticas totales tanto de los mesocosmos de macrófitas flotantes como de sumergidas no resultaron diferentes ante la presencia de *P. canaliculata* ($F_{1,6}=0,058$, $p=0,818$ y $F_{1,6}=4,964$, $p=0,067$, respectivamente; Figura 9).

Tabla 4. Resultados de ANOVAs simples para las biomásas vivas de cada macrófita cosechadas al finalizar el experimento ante la presencia/ausencia de *Pomacea canaliculata* (P/A caracol). En **negrita** se muestran los valores significativos ($p \leq 0,05$).

Biomasa de:	P/A caracol	
<i>L. peploides</i>	$F_{1,6}=0,823$	$p=0,399$
<i>L. laevigatum</i>	$F_{1,6}=0,025$	$p=0,881$
<i>S. striata</i>	$F_{1,6}=15,841$	$p=0,007$
<i>V. spiralis</i>	$F_{1,6}=55,364$	$p<0,001$

Figura 8. Medias $\pm$ desvío estándar de la biomasa viva de las macrófitas cosechadas al final del experimento. **A.** Macrófitas flotantes. **B.** Macrófitas sumergidas.

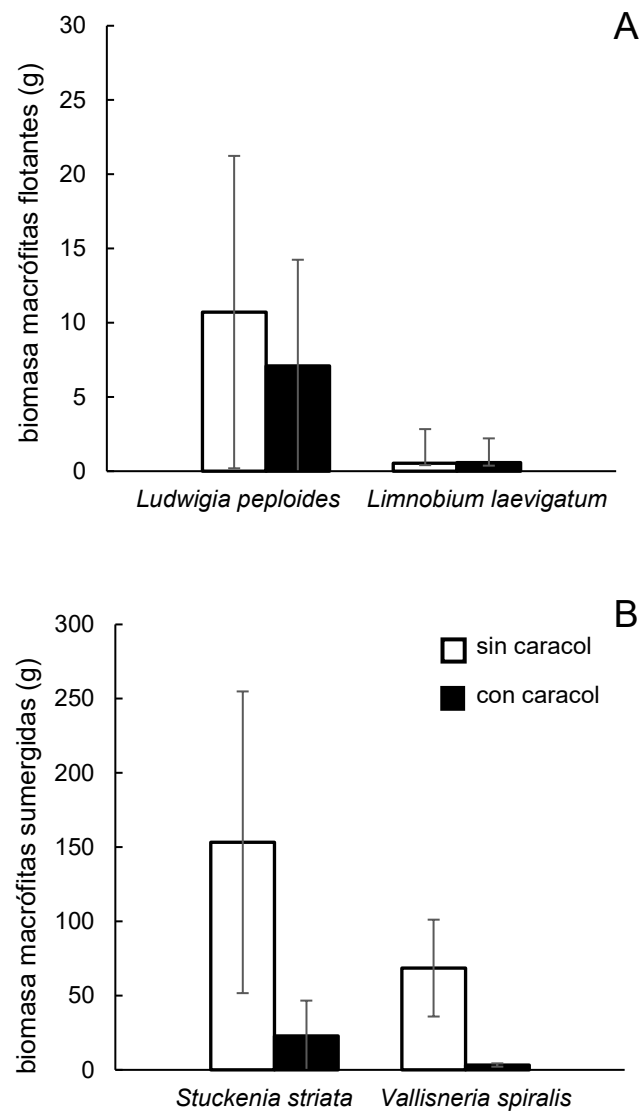
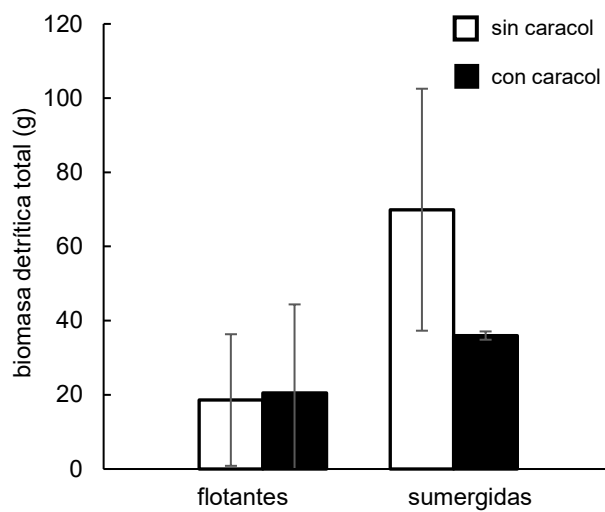


Figura 9. Medias ($\pm$ IC 95%) de las biomásas detríticas totales de los mesocosmos con macrófitas flotantes y sumergidas, en presencia y ausencia de *Pomacea canaliculata*.



Discusión

El desarrollo satisfactorio del experimento permitió registrar la herbivoría diferencial de *Pomacea canaliculata* para las macrófitas sumergidas, con mayor intensidad sobre la especie exótica que sobre la nativa, sin detectarse diferencias para las macrófitas flotantes. Además, la herbivoría de este caracol fue responsable de incrementar las concentraciones de clorofila-a y fósforo total del agua, sin producir cambios en la turbidez ni en las variables fisicoquímicas registradas del agua y del sedimento.

En cuanto a las macrófitas de hábito de crecimiento foliar flotante, la cobertura de ambas especies disminuyó a lo largo del experimento, siendo mayores las disminuciones en la exótica *Limnobium laevigatum* que en la nativa *Ludwigia peploides*, lo que puede deberse a una baja adaptación a las condiciones experimentales de ambas especies, ya que a diferencia de las macrófitas sumergidas, en las flotantes no se registraron flores ni frutos durante el experimento. Por otro lado, la ausencia de diferencias en la cobertura de las flotantes ante la presencia o no de *P. canaliculata* indica que la herbivoría del caracol no sería la causa de dicha disminución a pesar de haber registrado, en diversas observaciones del experimento, caracoles sobre estas macrófitas e incluso hojas de ambas especies con cortes producidos por el ramoneo del caracol. Las bajas tasas de ingestión registradas previamente para estas especies (Saveanu & Martín, 2023) explicarían dicha ausencia de efecto de *P. canaliculata* tanto en la cobertura como en las biomásas vivas de las macrófitas flotantes en el experimento en mesocosmos.

A diferencia de lo observado para las macrófitas flotantes, en ambas macrófitas sumergidas, las menores coberturas detectadas en los mesocosmos donde *P. canaliculata* estaba presente fueron consecuencia de la intensa herbivoría que caracteriza a esta especie cuyo principal hábito de alimentación es la macrofitofagia (Hayes *et al.*, 2015). Este resultado es coincidente con las mayores tasas de ingestión registradas en un experimento breve de laboratorio para esas macrófitas sumergidas en relación a las dos macrófitas flotantes utilizadas en el experimento en mesocosmos (Saveanu & Martín, 2023).

Por un lado, los mayores contenidos de lignina en las especies flotantes entendidos como una defensa física, serían causantes de una menor digestibilidad, incrementando los tiempos de digestión y, por lo tanto, disminuyendo su consumo (Saveanu & Martín, 2023). Una menor palatabilidad asociada a un mayor contenido de lignina concuerda con la correlación negativa observada por Burlakova *et al.* (2009) entre la palatabilidad y el contenido de materia seca, otro tipo de defensa de las macrófitas, relación que también redujo el ritmo de consumo de *Pomacea maculata*. Además, es factible que el alto contenido

fenólico de *L. peploides* contribuya a su defensa química, disminuyendo así su palatabilidad y por lo tanto su preferencia por parte de *P. canaliculata* (Grutters *et al.*, 2017).

Por otro lado, el mayor consumo de macrófitas sumergidas en relación a flotantes puede deberse a un factor comportamental del caracol para disminuir las actividades en la zona superficial de los cuerpos de agua donde habita, al menos durante horas diurnas, como una estrategia de evitación de predadores visuales como el gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) y el carau (*Aramus guarauna*), aves presentes dentro del rango de distribución natural del caracol (Cadierno *et al.*, 2017). Esta estrategia de evitación fue postulada para otras actividades superficiales que representan un alto riesgo para el caracol, como la colecta pedal superficial (Saveanu & Martín, 2020).

En las macrófitas de hábito de crecimiento foliar sumergido, la intensidad de la herbivoría fue distinta según la especie, provocando mayores disminuciones en la cobertura de la especie exótica *Vallisneria spiralis* que de la nativa *Stuckenia striata*, acorde a las diferencias en las tasas de ingestión registradas en el ensayo de laboratorio (Saveanu & Martín, 2023). En concordancia con dichas disminuciones, las biomásas vivas de dichas macrófitas reflejaron el mismo patrón ya que, en presencia del caracol la biomasa de *V. spiralis* recolectada al final del experimento fue considerablemente menor que la biomasa de *S. striata*.

La mayor preferencia por especies exóticas en relación a nativas fue previamente registrada en ensayos de laboratorio con *P. canaliculata* y otras especies del mismo género por Morrison y Hay (2011b). La preferencia sobre una macrófita está determinada directamente por su palatabilidad y la palatabilidad de las otras especies presentes (Manara *et al.*, 2019). La palatabilidad no depende del origen geográfico de las macrófitas, si no, del valor nutricional y las defensas físicas y químicas que posean (Grutters *et al.*, 2017). Posiblemente la falta de tiempo evolutivo entre *V. spiralis* y *P. canaliculata* conlleva a una menor capacidad defensiva de la macrófita exótica ante la herbívora del caracol, presentando así una mayor palatabilidad y por ende mayor preferencia por sobre la nativa.

La baja preferencia de *P. canaliculata* por *Stuckenia striata* fue registrada previamente por Estebenet (1995) donde, dentro de un grupo de cinco macrófitas nativas, esta especie ocupó la cuarta posición en orden decreciente de preferencia. En el mismo ensayo se estableció que *P. canaliculata* es capaz de detectar a distancia sustancias atrayentes y repelentes provenientes de las macrófitas, lo cual les permitiría establecer preferencia sobre una u otra en ambientes en los que la disponibilidad es muy variable. La baja preferencia por *S. striata* que *P. canaliculata* presenta (Estebenet, 1995; Manara *et al.*, 2019) sumado a que dicha macrófita no afecta significativamente de manera positiva al

crecimiento del caracol (Estebenet, 1995) explicarían la presencia conjunta de manera estable en diversos cursos de agua del Sudoeste Bonaerense (Martín *et al.*, 2001; Seuffert & Martín, 2013; Manara *et al.*, 2019). Por otro lado, quizás el mayor contenido proteico observado en *V. spiralis* con respecto a *S. striata* (Saveanu & Martín, 2023) les confiera un mayor valor nutricional (Mattson Jr, 1980) y con ello una mayor palatabilidad y preferencia por el caracol. Por lo tanto, *P. canaliculata* podría favorecer la dominancia de especies menos palatables por tanto menos preferidas, por sobre aquellas de mayor preferencia dentro la comunidad de macrófitas sumergidas en su rango de distribución nativo.

En los ecosistemas de agua dulce, la interacción interespecífica de herbivoría tiene un rol clave en la resistencia biótica contra productores primarios invasores (Alofs & Jackson, 2014). Según Levine *et al.* (2004) la herbivoría produce una resistencia biótica más fuerte que la competencia, puntualmente en la etapa de establecimiento y propagación del invasor. La mayor presión herbívora de *P. canaliculata* registrada sobre la especie exótica sería un mecanismo causal que contribuye a la resistencia biótica de la comunidad que habita, reduciendo la posibilidad de establecimiento de macrófitas exóticas y, por lo tanto, mitigando su invasión, a la vez de favorecer la dominancia de especies nativas, al menos en el contexto considerado de la comunidad de macrófitas sumergidas. Existen varios antecedentes en línea con los resultados de este trabajo, entre ellos, el trabajo de laboratorio de Morrison y Hay (2011b), donde documentaron patrones de alimentación diferencial en organismos de agua dulce tanto de América del Norte como del América del Sur, que respaldarían la hipótesis de que los herbívoros generalistas nativos como otros ampuláridos, contribuirían a la resistencia biótica contra invasiones de macrófitas exóticas. Además, Ribas *et al.* (2017) y Oliveira *et al.* (2018) encontraron que *P. canaliculata* tiene el potencial de disminuir el establecimiento temprano de la macrófita invasora exótica *Hydrilla verticillata* aumentando la resistencia biótica del lugar donde este se encuentre.

En relación a las biomásas detriticas de los mesocosmos con macrófitas sumergidas, si bien no resultaron diferentes ante la presencia o ausencia de *P. canaliculata*, es necesario considerar que dicho resultado tuvo un valor de probabilidad igual a 0,067, con valores biomasa detritica marginalmente menores en presencia del caracol. Teniendo en cuenta que la densidad de caracoles utilizada (1,61 individuos adultos. m⁻²) es considerablemente menor a la reportada para cuerpos de agua dentro de su rango de distribución nativa en Argentina (11,72 a 71,4 individuos adultos. m⁻²; Burela & Martín, 2014) y que la tasa de ingestión específica de hembras de esta especie es un 50 % mayor que la de los machos de tallas similares (Tamburi & Martín, 2009), cabría esperar que en condiciones naturales la presencia de *P. canaliculata* podría disminuir significativamente la disponibilidad de los detritos de macrófitas, siendo que este es un ítem trófico de marcada relevancia para el

caracol (Kwong *et al.*, 2010; López-van Oosterom *et al.*, 2016, Manara *et al.*, 2024). La reducción de la disponibilidad de detritos por consumo de *P. canaliculata* puede tener consecuencias para otras especies presentes, como por ejemplo, las larvas de Chironómidos, para las cuales los detritos representan su principal de recurso trófico (Galizzi *et al.*, 2012; Ocon *et al.*, 2023) además de ser macroinvertebrados altamente frecuentes en arroyos pampeanos (Maldonado *et al.*, 2022). La superposición de nichos tróficos que puede darse resulta en una competencia interespecífica cuya relevancia puede incrementarse en épocas de reclutamiento de caracoles, ya que neonatos y juveniles son mayormente detritívoros y en estas etapas ontogenéticas presentan las mayores tasas de ingestión específica (Tamburi & Martín, 2009).

Los efectos de la herbivoría de *P. canaliculata* no solo se evidencian a nivel de las comunidades de macrófitas sino también en el medio, ya que también afecta a variables como la clorofila-a y la concentración de fósforo disponible, detectando mayores concentraciones cuando el caracol estaba presente tanto en mesocosmos con macrófitas de HCF flotante como sumergido. Si bien en el experimento con solo dos caracoles por mesocosmos, la turbidez no se vio afectada, en poblaciones naturales, con densidades de caracoles mucho mayores, sería factible detectar un incremento.

Si bien el consumo de macrófitas flotantes fue escaso pero constatado por observación directa en los mesocosmos, los caracoles fueron capaces de mantenerse vivos y activos a lo largo de los tres meses del experimento probablemente gracias a la ingestión de otros recursos tróficos que pueden haber estado disponibles en los mesocosmos como detritos, perifiton, neuston y restos de otros organismos (Saveanu & Martín, 2015; Saveanu *et al.*, 2017, Manara *et al.*, 2024). Independientemente del hábito de crecimiento foliar de las macrófitas, los restos producidos por la digestión y la excreción de los caracoles producirían la liberación de nutrientes al medio, entre ellas el fósforo. Al igual que el nitrógeno, el fósforo suele ser un nutriente limitante en la producción primaria de fitoplancton, por lo que el incremento en su concentración produce un aumento en la concentración de fitoplancton evidenciado por la mayor concentración de clorofila-a, un proxy de medida de la biomasa del fitoplancton. La ausencia de diferencias en la concentración de nitrógeno del agua y del sedimento, asociada a la presencia o ausencia de *P. canaliculata*, podría deberse a una igualdad entre la tasa de liberación de nitrógeno por parte del caracol y la tasa de absorción por las macrófitas, el fitoplancton y el perifiton presente en los mesocosmos (Fang *et al.*, 2010).

Los efectos causados por la herbivoría de *P. canaliculata*, además, son capaces de generar una eutroficación del medio acuático causando importantes floraciones fitoplanctónicas. Las mayores concentraciones de fósforo y clorofila-a registradas en los

mesocosmos con caracoles dentro del rango nativo de distribución del caracol, coinciden con la asociación positiva encontrada entre la densidad de este caracol y las concentraciones de esas mismas variables en humedales invadidos (Carlson *et al.*, 2004). Por lo tanto, es altamente probable que *P. canaliculata*, incluso dentro de su rango de distribución nativo, genere, a través de su herbivoría, importantes cambios ecosistémicos transformando ambientes de aguas claras dominadas por macrófitas sumergidas en ambientes de aguas de mayor turbidez dominadas por fitoplancton, con menor abundancia de macrófitas y menor estabilidad sedimentaria (Carlson *et al.*, 2004; Horgan *et al.*, 2014; Manara *et al.*, 2019). En poblaciones naturales con altas densidades de caracoles, los efectos del sombreado resultante de una mayor densidad de fitoplancton podrían ser aún peores, afectando negativamente el establecimiento de macrófitas sumergidas tanto nativas como exóticas, al limitar el pasaje luz a través de la columna de agua. Estos impactos han sido suficientes para considerar al caracol *P. canaliculata* un ingeniero ecosistémico tanto en su rango nativo como en sitios invadidos de diversas partes del mundo (Carlsson *et al.*, 2004; Horgan *et al.*, 2014, Manara 2019).

Estudios futuros que planteen como objetivo conocer la capacidad de detección e identificación a distancia de las macrófitas que pueden estar disponibles en los ambientes naturales, permitirán comprender mejor el impacto que este caracol puede tener tanto en sitios donde es una especie nativa como en sitios que invade. A su vez, ayudaría a determinar cómo esta capacidad puede afectar al aporte en la resistencia biótica de la comunidad que *P. canaliculata* integra.

Bibliografía

- Albrecht, E.A., N.B. Carreño & Castro-Vazquez A. 1996. A quantitative study of copulation and spawning in the South American apple-snail. *The Veliger* 39: 142-147.
- Alofs K.M. & Jackson D.A. 2014. Meta-analysis suggests biotic resistance in freshwater environments is driven by consumption rather than competition. *Ecology* 95(12): 3259-3270.
- Buddie A.G., Rwomushana I., Offord L.C., Kibet S., Makale F., Djeddour D., Cafa G., Vincent K.K., Muvea A.M., Chacha D. & Day R.K. 2021. First report of the invasive snail *Pomacea canaliculata* in Kenya. *CABI Agriculture and Bioscience* 2, 11.
- Burela, S. & P.R. Martín. 2014. Nuptial gifts in *Pomacea canaliculata* (Ampullariidae, Caenogastropoda): experimental and field evidence about their function. *Malacologia* 57: 319-327.
- Burlakova, L.E., A.Y. Karatayev, D.K. Padilla, L.D. Cartwright & D.N. Hollas. 2009. Wetland restoration and invasive species: apple snail (*Pomacea insularum*) feeding on native and invasive aquatic plants. *Restoration Ecology* 17: 433-440.
- Cadierno, M.P., S. Burela, M.S. Dreon, P.R. Martín & H. Heras. 2017. The influence of energy, nutritional value and noxiousness of prey in sex- and size-biased predation by snail kites in southern South America. *Emu-Austral Ornithol.* 117: 382-387.
- Campos E., G. Ruiz-Campos & J. Delgadillo. 2013. Primer registro del caracol manzano exótico *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) en México, con comentarios sobre su propagación en el bajo río Colorado. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(2): 671-675.
- Carlsson, N.O., C. Brönmark & L.A. Hansson. 2004. Invading herbivory: the golden apple snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands. *Ecology* 85: 1575-1580.
- 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.
- De Nie, H.W. 1987. The Decrease in Aquatic Vegetation in Europe and its Consequences for Fish Populations. EIFAC/CECPI Occasional Paper No. 19. FAO, Rome.
- Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen & Co., London, UK.
- Estebenet, A.L. & P.R. Martín. 2002. *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae): life-history traits and their plasticity. *Biocell* 26: 83-89.
- Estebenet, A.L. 1995. Food and feeding in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *The Veliger* 38: 277-283.
- 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.

- Galizzi, M.C., Zilli, F. & Marchese, M. 2012. Diet and functional feeding groups of Chironomidae (Diptera) in the Middle Paraná River floodplain (Argentina). *Iheringia. Série Zoologia*, 102, 117-121.
- Grantham, Ö.K., D.L. Moorhead & M.R. Willig. 1993. Feeding preference of an aquatic gastropod, *Marisa cornuarietis*: effects of pre-exposure. *Journal of the North American Benthological Society* 12: 431-437
- Grutters, B., Y.O. Roijendijk, W.C. Verberk & E.S. Bakker. 2017. Plant traits and plant biogeography control the biotic resistance provided by generalist herbivores. *Functional Ecology* 31: 1184-1192.
- Halwart M. 1994. The golden apple snail *Pomacea canaliculata* in Asian rice farming systems: present impact and future threat *International Journal of Pest Management*, 40(2):199- 206.
- 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, *et al.* 2015. Insights from an integrated view of the biology of apple snails (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia* 58: 245-302.
- Horgan F.G., Stuart A.M. & Kudavidanage E.P. 2014. Impact of invasive apple snails on the functioning and services of natural and managed wetlands. *Acta Oecologica*, 54:90–100.
- Henriksson A., Wardle D.A., Trygg J., Diehl S., Englund G. 2016. Strong invaders are strong defenders – implications for the resistance of invaded communities. *Ecology Letters* 19: 487–494.
- Kwong K.L., Chan R.K. & Qiu J.W. 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.
- Levine J.M., Adler P.B. & Yelenik S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7(10): 975-989.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. The Invasive Species Specialist Group, IUCN, Auckland.
- 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 hábitat based on gut content and stable isotopes analysis. *Intropica* 11: 73-83.
- Maldonado M.A. & Martín P.R. 2018. Dealing with a hyper-successful neighbor: effects of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata* on exotic and native snails in South America. *Curr Zool* 65:225–235.
- Maldonado M.A., Manara E. & Martín P.R. 2022. Macroinvertebrates in the diet of the apple snail *Pomacea canaliculata* in its native range. *Malacologia* 65:59–69.
- Manara, E., Maldonado, M.A. & Martín, P.R. 2024. You are what you eat: is the apple snail *Pomacea canaliculata* a macrophytophage or a detritivore in its native range (southern Pampas, Argentina)? *Limnology*.
- Manara E., Maldonado M.A. & Martín P.R. 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., Cambi V. & Martín P.R. 2022. Evaluating the combined use of feeding trials and a micrographic technique to study the natural diet of *Pomacea canaliculata*. *Limnologica* 97:126022.
- 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. & C.G. De Francesco. 2006. Fossil record of *Pomacea* (Caenogastropoda: Ampullariidae) in Argentina and its paleoenvironmental implications. *Biocell* 30: 337-343.
- Martín, P.R., S. Burela, M.E. Seuffert, N. Tamburi & L. Saveanu. 2019. Invasive *Pomacea* snails: actual and potential environmental impacts and their underlying mechanisms. *CAB Reviews* 2019 14, No. 042
- Mattson Jr, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 119-161
- Morrison, W.E. & M.E. Hay. 2011a. Induced chemical defenses in a freshwater macrophyte suppress herbivore fitness and the growth of associated microbes. *Oecologia* 165: 427-436.
- Morrison, W.E. & M.E. Hay. 2011b. Herbivore preference for native vs. exotic plants: generalist herbivores from multiple continents prefer exotic plants that are evolutionarily naïve. *PLOS ONE* 6: e17227.
- Ocon C., Siri A., Altieri P. & Donato M. 2023. Functional feeding groups of Chironomidae (Diptera: Nematocera) and their spatial variation in an intermittent hill stream (Ventana Stream, Buenos Aires, Argentina). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 95: e20191316.
- Oliveira, M.V., Dainez-Filho, M.S., Bertoncin, A.P., Muniz, C. M., Meurer, T., Figueiredo, B. R., *et al.* 2019. Native snails choose an invasive macrophyte over a native macrophyte as a food resource. *Canadian Journal of Zoology*, 97(4), 362-367.
- Petr, T. 2000. Interactions Between Fish and Aquatic Macrophytes in Inland Waters. *FAO Fisheries Technical Paper* 396. Food and Agriculture Organisation, Rome, Italy.
- 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.
- Rawlings, T.A., K.A. Hayes, R.H. Cowie & T.M. Collins. 2007. The identity, distribution, and impacts of non-native apple snails in the continental United States. *BMC Evolutionary Biology*, 7:97.
- 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
- 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.
- Saveanu, L. & Martín, P.R. 2020. An invader's peculiar trophic behavior: diel fluctuations and environmental drivers. *Biological Bulletin*, 239: 164–173.
- Saveanu, L. & Martín, P.R. 2023. Palatabilidad y preferencia de macrófitas para *Pomacea canaliculata* y su rol en la resistencia biótica. XXVIII EBRAM & XII CLAMA Congreso Latinoamericano de Malacología, 2 al 6 de octubre de 2023, edición virtual.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-L., Moss, B. & Jeppesen, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8, 275e279.
- 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.
- 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 ME & Martín PR. 2021. Exceeding its own limits: range expansion in Argentina of the globally invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Hydrobiologia* 848(2): 385-401.
- Simberloff, D. 2013. *Invasive Species: What Everyone Needs to Know*. Oxford University Press, New York.
- 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.
- Xu, M., J.T.A. Dick, A. Ricciardi, M. Fang, C. Zhang, D. Gu, X. Mu, D. Luo, H. Wei & Y. Hu. 2016. Warming mediates the relationship between plant nutritional properties and herbivore functional responses. *Ecology and Evolution* 6: 8777-8784
- Zedler, J., B. Kercher, Suzanne. 2005. Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 30, 39–74.