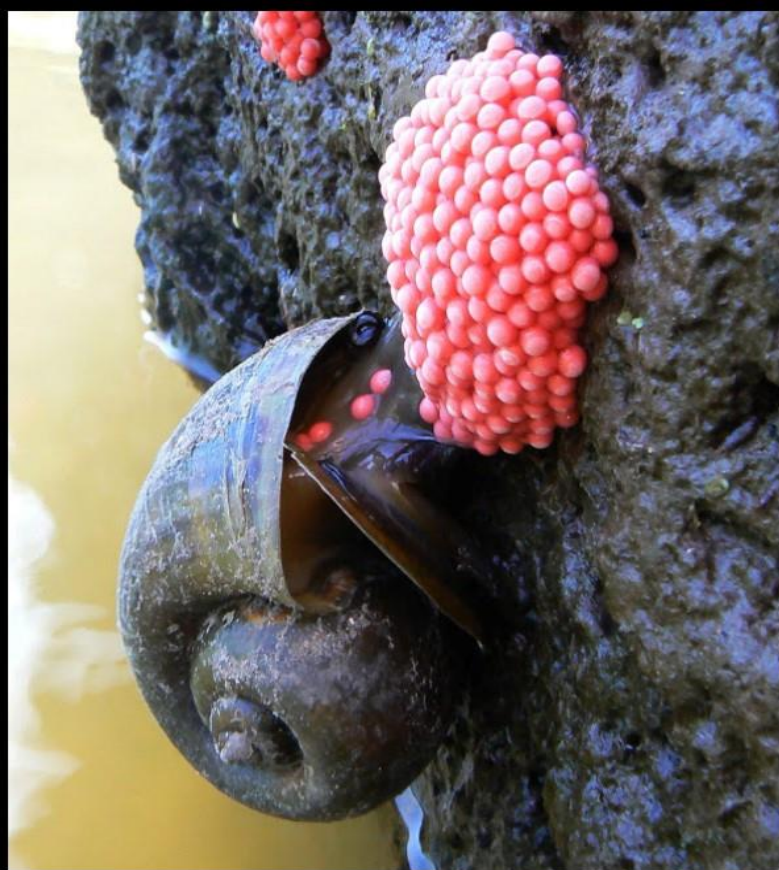
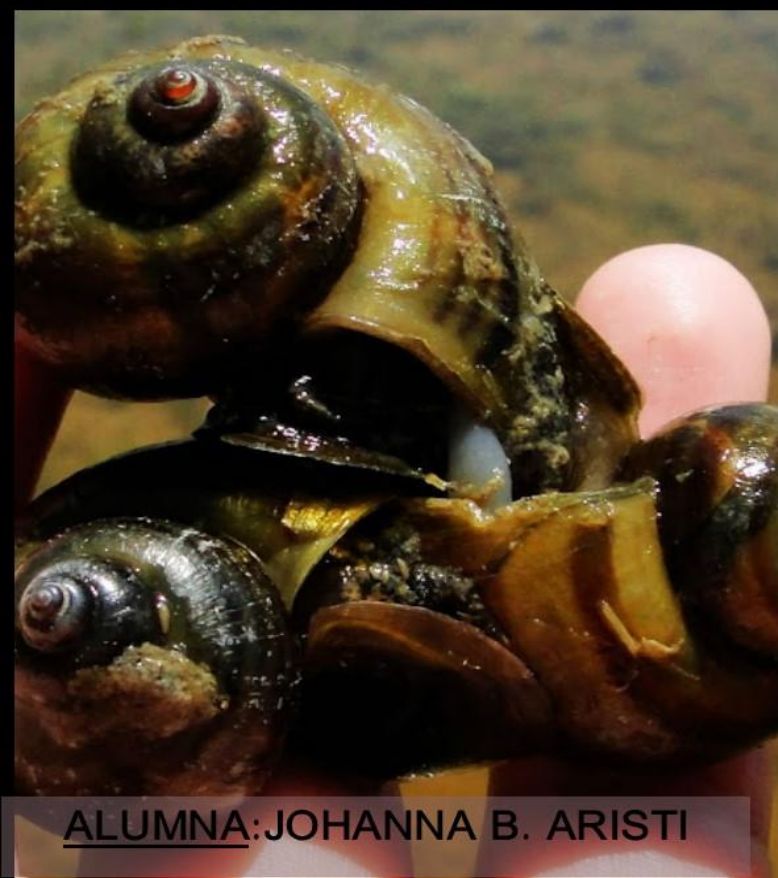




**DESARROLLO DE UN MODELO DEMOGRÁFICO MATRICIAL
POR TALLAS SEXUALMENTE DIMÓRFICO PARA
POBLACIONES DEL CARACOL DULCEACUÍCOLA
POMACEA CANALICULATA DEL SUDOESTE BONAERENSE**



ALUMNA: JOHANNA B. ARISTI



DIRECTOR: DR. PABLO R. MARTÍN



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

**DESARROLLO DE UN MODELO DEMOGRÁFICO
MATRICIAL POR TALLAS, SEXUALMENTE
DIMÓRFICO, PARA POBLACIONES DEL CARACOL
POMACEA CANALICULATA DEL SUDOESTE
BONAERENSE**

Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, BIOQUÍMICA Y FARMACIA

Bahía Blanca, Argentina

2022

Alumna: Johanna B. Aristi

Director: Dr. Pablo R. Martín

AGRADECIMIENTOS

A Pablo Rafael Martín, por su enseñanza, predisposición e inestimable paciencia como docente consejero y director de la presente Tesis de grado, sobre todo durante el período de pandemia.

A todos los integrantes del laboratorio, por su amabilidad.

A mi familia, por su confianza y apoyo constante.

A mis amigos, por sus consejos y por haberme acompañado en todo momento.

A mis compañeros de la carrera, con quien he compartido experiencias y hermosos momentos.

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	2
2. INTRODUCCIÓN.....	3
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Área de estudio	6
3.1 Probabilidades de Transición.....	12
3.2 Fecundidades	14
3.3 Matriz de Transición.....	14
3.4 Estructura estable de tallas	14
3.5 Validación y ajuste del modelo.....	15
4. RESULTADOS.....	16
4.1. Matrices de transición.....	16
4.2. Comparación entre estructuras de tallas	18
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	21
6. BIBLIOGRAFÍA.....	24

1. RESUMEN

Pomacea canaliculata es un caracol dulceacuícola de la familia Ampullariidae, nativo de la Cuenca del Plata. En las últimas décadas se ha transformado en una especie invasora en países del Sudeste Asiático. *P. canaliculata* se encuentra en sitios del sudoeste bonaerense en los que existe variación interpoblacional que podría deberse a componentes genéticos o ecofenotípicos. Algunos estudios han demostrado que muchos caracteres del ciclo de vida y algunas variaciones entre poblaciones del caracol dependen de los factores ambientales. El objetivo general fue desarrollar un modelo demográfico, basado en una matriz de transición por clases de talla sexualmente dimórfico, para el caracol dulceacuícola *P. canaliculata* con el cual predecir y explicar la estructura de tallas en ambientes naturales del sudoeste bonaerense. Para analizar la variación interpoblacional del ciclo de vida se utilizaron curvas de crecimiento y supervivencia correspondientes a poblaciones provenientes de los arroyos Curamalal y Cochicó. Se estimaron las probabilidades de transición entre clases de talla de 5 mm en un período de un mes y las fecundidades *per capita* para la matriz de las hembras. Se obtuvieron las estructuras estables de talla a través de simulaciones, considerando que se le asigna el 50% del reclutamiento a cada sexo. Luego, se compararon las estructuras estables de talla con las estructuras de tallas de las poblaciones de los mismos arroyos. Los resultados arrojaron grandes diferencias entre las estructuras estables y las poblaciones de muestreo, entre ellas, mayor frecuencia de juveniles y mayor frecuencia de caracoles grandes. Además, en ambas poblaciones se observó un decrecimiento exponencial en la frecuencia de caracoles a medida que aumentan las clases de talla. En las estructuras estables de talla no se observaron diferencias entre machos y hembras. Para minimizar estas diferencias se realizaron ajustes en las probabilidades de transición de los caracoles de menor talla y de los de mayor talla y en las fecundidades *per capita* de las hembras. Las estructuras poblacionales ajustadas arrojaron mayor frecuencia de caracoles juveniles y de individuos entre clases de talla de 45 y 65mm. En cuanto a las diferencias entre machos y hembras, se obtuvo una mayor frecuencia de hembras en las clases de talla mayores. Esto significa que los ajustes lograron minimizar las diferencias entre las estructuras estables de talla y las estructuras muestrales de talla. Los resultados de la cría de individuos en el laboratorio suelen sobreestimar las frecuencias de caracoles debido a las condiciones cuasi-óptimas en las que se crían los individuos. Por este motivo, para lograr mejores estimaciones es necesario obtener estimaciones de crecimiento, supervivencia y fecundidad a través de muestreos en los ambientes naturales o a través de experimentos de cría en mesocosmos que se aproximen a sus condiciones ambientales.

2. INTRODUCCIÓN

El caracol *Pomacea canaliculata* (Lamarck 1822) es una especie dulceacuícola de la familia Ampullariidae, perteneciente a la clase Gastropoda, llamado vulgarmente caracol manzana (Fig. 1 A y B). La distribución natural de *P. canaliculata* es tropical y subtropical, incluyendo las cuencas del Amazonas y del Plata (Estebenet & Martín, 2002). En Argentina, su distribución natural se extiende hasta el norte de las Sierras Bonaerenses, pero se ha visto que en las últimas décadas ha sido dispersada y se ha establecido en otras cuencas hidrográficas (Martín *et al.*, 2001). En el Sudoeste Bonaerense (SOB), este caracol habita la cuenca de Lagunas Encadenadas del Oeste, siendo la especie de caracol manzana más austral del mundo (Martín *et al.*, 2017).



Foto A.



Foto B.

Fig. 1 *Pomacea canaliculata* en el arroyo Curamalal (fotos A) Pablo Martín, B) Silvana Burela).

En las últimas décadas *P. canaliculata* se ha transformado en una especie invasora en la mayoría de los países del Sudeste Asiático, convirtiéndose en plaga de los cultivos de arroz (Estebenet & Martín, 2002). Existen numerosos estudios (*e.g.* Pyšek *et al.*, 2020 Burks *et al.*, 2015; Hayes, 2012) que evidencian daños a cultivos acuáticos causados por el caracol y que demuestran su habilidad para desplazar especies nativas. Estos aspectos revisten importancia porque el arroz es un alimento básico (Estebenet & Martín, 2002). Estos fenómenos despertaron el interés en la especie *P. canaliculata*, por su rápida dispersión y sus impactos

ecológicos y agrícolas fuera de su rango nativo. El grupo especialista en especies invasoras de la UICN listó al caracol manzana entre las 100 peores especies exóticas invasoras del mundo por sus serios impactos. A su vez, también es un ejemplo que arroja luz sobre procesos y patrones en invasiones biológicas (Martín *et al.* 2017). En este contexto, la biodiversidad se encuentra amenazada por las especies invasoras que causan fuertes impactos económicos, sanitarios y sociales (Pyšek *et al.*, 2020). La dispersión a nivel mundial de algunos caracoles dulciacuícolas de la Cuenca del Plata pertenecientes a la familia Ampullariidae y su capacidad para transformarse en promotores de cambios ecosistémicos, plagas agrícolas y vectores de enfermedades parasitarias (Horgan *et al.*, 2014; Martín *et al.*, 2019) han fomentado el incremento de estudios básicos y aplicados.

Existen varios factores que determinan la presencia y la abundancia del caracol *P. canaliculata* en cuerpos de agua lóticos y lénticos en su límite más austral. Este caracol se encuentra en sitios de aguas someras, tranquilas, y turbias del SOB. Esta región se caracteriza por su aridez, alta salinidad y por la intermitencia de los cursos de agua. Estas características limitan, probablemente, su expansión hacia el oeste. El factor más importante que restringe la dispersión del caracol hacia el sur lo ha constituido la barrera hidrológica impuesta por las sierras de Tandilia y Ventania en el sur de la provincia de Buenos Aires. En el sistema de Lagunas Encadenadas del Oeste, las poblaciones del caracol *P. canaliculata* se encuentran próximas a la orilla, en arroyos largos con sedimentos finos ricos en materia orgánica, y abundancia de macrófitas sumergidas. Se asocian a lugares próximos a la orilla por su necesidad de ventilar el pulmón. Los arroyos cortos del SOB en los que no se observa presencia de caracoles, se caracterizan por su alta salinidad, altos valores de pH y las altas temperaturas alcanzadas durante los meses de verano (Martín *et al.*, 2017).

Algunos estudios han demostrado que muchos caracteres del ciclo de vida del caracol, como la tasa de crecimiento, la longevidad y la edad de madurez dependen de los factores ambientales o de las condiciones de cría. Estas observaciones y las diferencias ambientales entre sitios del SOB hablan de un posible origen ecofenotípico de las variaciones entre las poblaciones (Martín & Estebenet, 2002).

Se han observado diferencias en ciertos parámetros físico-químicos, los cuales influyen en variables como la talla máxima, crecimiento, supervivencia y fecundidad de los caracoles. Por ejemplo, el Arroyo Curamalal posee variables físico-químicas dentro del rango en el que los cuerpos de agua son habitables por los caracoles, mientras que el Arroyo Cochicó muestra variaciones muy marcadas en dichas variables con valores fuera del rango apropiado (Martín & Estebenet, 2002). Los caracoles criados en el laboratorio, a partir de puestas provenientes del Arroyo Cochicó alcanzaron tallas máximas menores, lo cual se relacionó con una menor tasa de crecimiento y menor tiempo de vida que aquellos caracoles encontrados en el Arroyo Curamalal. Durante la estación reproductiva, las tallas también mostraron diferencias entre los sitios. En el caso de los caracoles provenientes de puestas del Arroyo Curamalal, la talla mínima se alcanzó antes que la edad mínima y las hembras mostraron una mayor fecundidad *per capita* y mayor supervivencia, mientras

que en el Arroyo Cochicó, la edad mínima se alcanzó antes que la talla mínima, y la fecundidad *per capita* y la supervivencia fueron menores (Martín & Estebenet, 2002).

Si bien se han encontrado diferencias entre las tasas de reproducción y de supervivencia en ambas poblaciones al ser estudiadas cada una por separado, estos parámetros aún no se han integrado en un modelo de crecimiento poblacional que permita analizar las diferencias en la estructura de tallas detectadas entre ambas poblaciones (Martín & Burela, 2008).

El objetivo general de esta Tesis de Grado fue desarrollar un modelo demográfico basado en una matriz de transición por tallas sexualmente dimórfico para el caracol dulceacuícola *P. canaliculata*, con el cual predecir y explicar la estructura de tallas en ambientes naturales del SOB. Por su parte, los objetivos particulares fueron estimar los valores de las probabilidades de transición entre clases de talla a partir de las curvas de crecimiento y supervivencia de machos y hembras de dos poblaciones de *P. canaliculata* del SOB, y obtener los valores de fecundidad *per capita* de cada clase de talla de las hembras a partir de la tabla de vida de las dos poblaciones. También se propuso desarrollar una matriz de transición por clases de talla para machos y hembras por separado y comparar con la estructura de tallas observada. Por último, se planteó validar las predicciones de este modelo matricial a través de la modificación controlada de las matrices con los datos disponibles de la estructura de tallas de machos y hembras para las dos poblaciones de *P. canaliculata*.

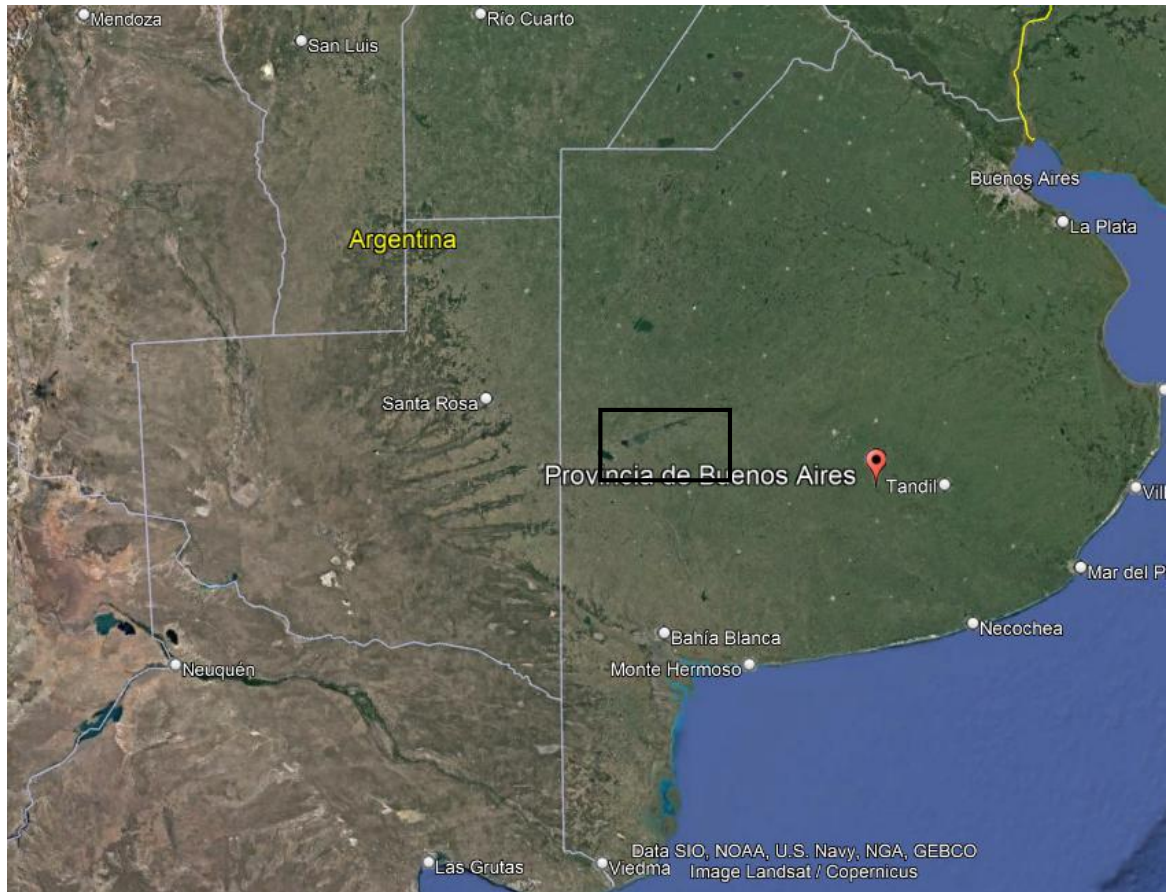
3. MATERIALES Y MÉTODOS

La Tesis de Grado se basó en su totalidad en información ya publicada y en datos completos disponibles en el Laboratorio de Ecología (DBByF, UNS). Para el estudio sobre la variación interpoblacional del ciclo de vida de *Pomacea canaliculata* (Martín & Estebenet, 2002) se obtuvieron datos correspondientes a dos cohortes de caracoles nacidos de puestas de huevos colectadas en dos poblaciones de caracoles ubicadas en el SOB, más precisamente en el Arroyo Curamalal y en el Arroyo Cochicó (1998)

Área de estudio

El área de estudio situada en el Sudoeste Bonaerense se caracteriza por su clima templado, con una temperatura media anual de 13.8°C (Martín & Estebenet, 2002). Las precipitaciones se concentran principalmente en otoño y primavera, con marcadas variaciones entre períodos húmedos y secos. Se han estudiado dos sitios pertenecientes a la cuenca de las Encadenadas del Oeste (Fig. 3), un sistema de drenaje que incluye seis lagunas en cadena, a lo largo de un gradiente de salinidad que se incrementa hacia el oeste, desde la Laguna Alsina hasta el Lago Epecuén (Martín & Estebenet, 2002).

a).



b)



Fig. 3. Área de estudio. a) Cuenca de las Encadenadas, b) Sitios de muestreo en los arroyos Curamalal y Cochicó. (Fuente: Google Earth, 2022).

En la cuenca de las Encadenadas del Oeste han sido estudiados dos sitios específicos. El primero de ellos, es el Arroyo Curamalal, un curso de agua de flujo continuo, baja conductividad y alta disponibilidad de alimento (Fig. 4), caracterizado por un sustrato lodoso. El segundo, es el Arroyo Cochicó (Fig. 5), un curso de agua, somero y turbio, con flujo intermitente en la mayor parte de su curso, alta conductividad y baja disponibilidad de alimento, que desemboca en la Laguna Cochicó (Martín & Estebenet, 2002).



Fig.4. Arroyo Curamalal (Foto: Silvana Burela).



Fig. 5. Arroyo Cochicó (Foto: Silvana Burela).

Los caracoles de las dos cohortes fueron criados bajo condiciones homogéneas en el laboratorio hasta su muerte. También se utilizaron datos de la estructura de tallas de los caracoles obtenidos a partir de muestreos mensuales realizados durante dos años en las poblaciones de los dos arroyos mencionados (Martín & Burela, 2008).

Los datos semanales correspondientes a las dos cohortes de caracoles que nacieron de las puestas recolectadas en las dos poblaciones de *Pomacea canaliculata* se utilizaron para la confección de curvas de crecimiento y supervivencia para machos y hembras por separado (Fig. 6 y 7), en las que luego se basó el cálculo de probabilidades de transición entre clases de talla, que se denotan con el índice i . Cabe destacar que el sexo de los caracoles se estableció de manera retrospectiva, ya que no es posible identificar el sexo de los individuos menores de 15 mm.

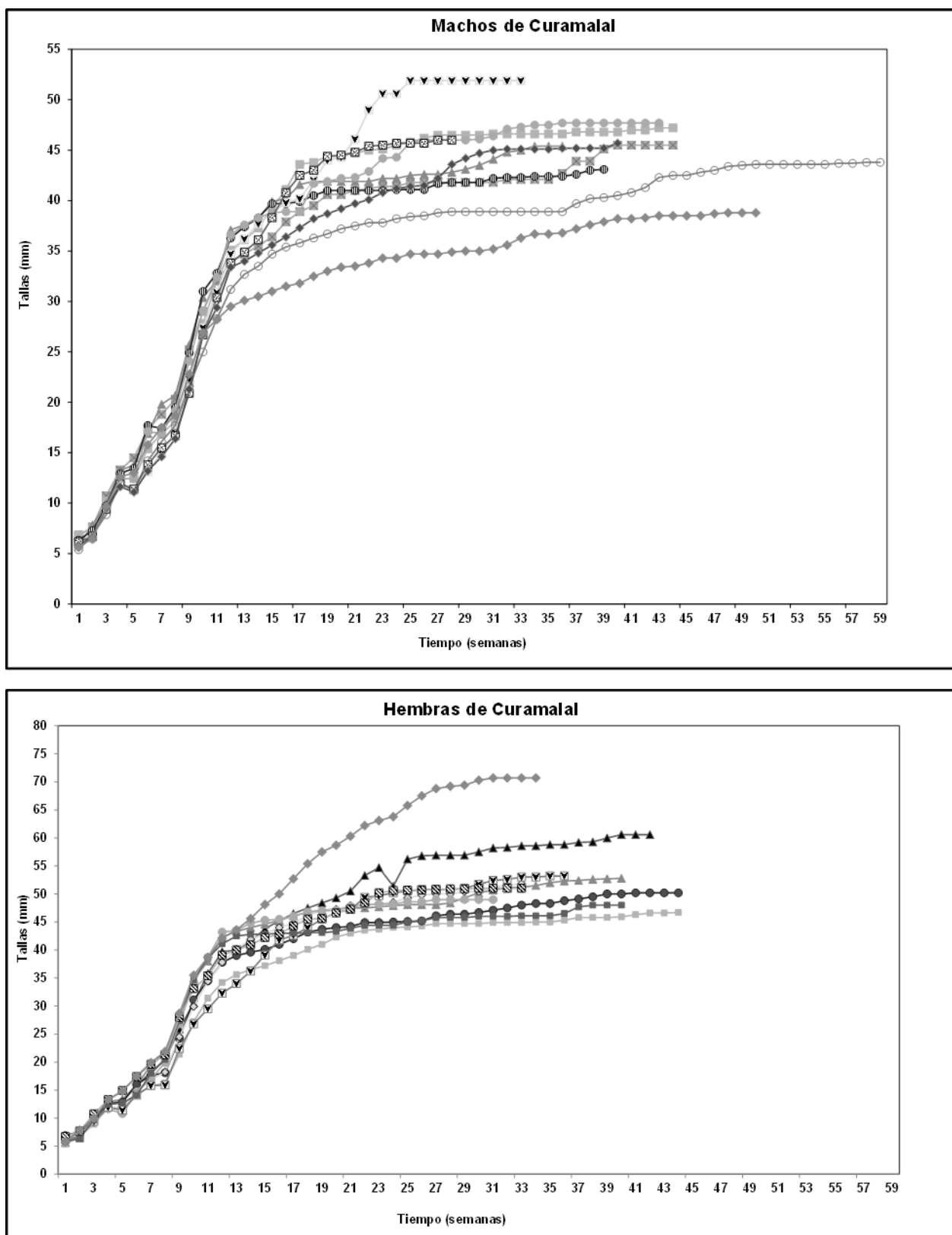


Fig. 6. Curvas de crecimiento y supervivencia de Arroyo Curamalal. a) Machos b) Hembras. Las curvas individuales se extienden hasta la última observación con vida del caracol.

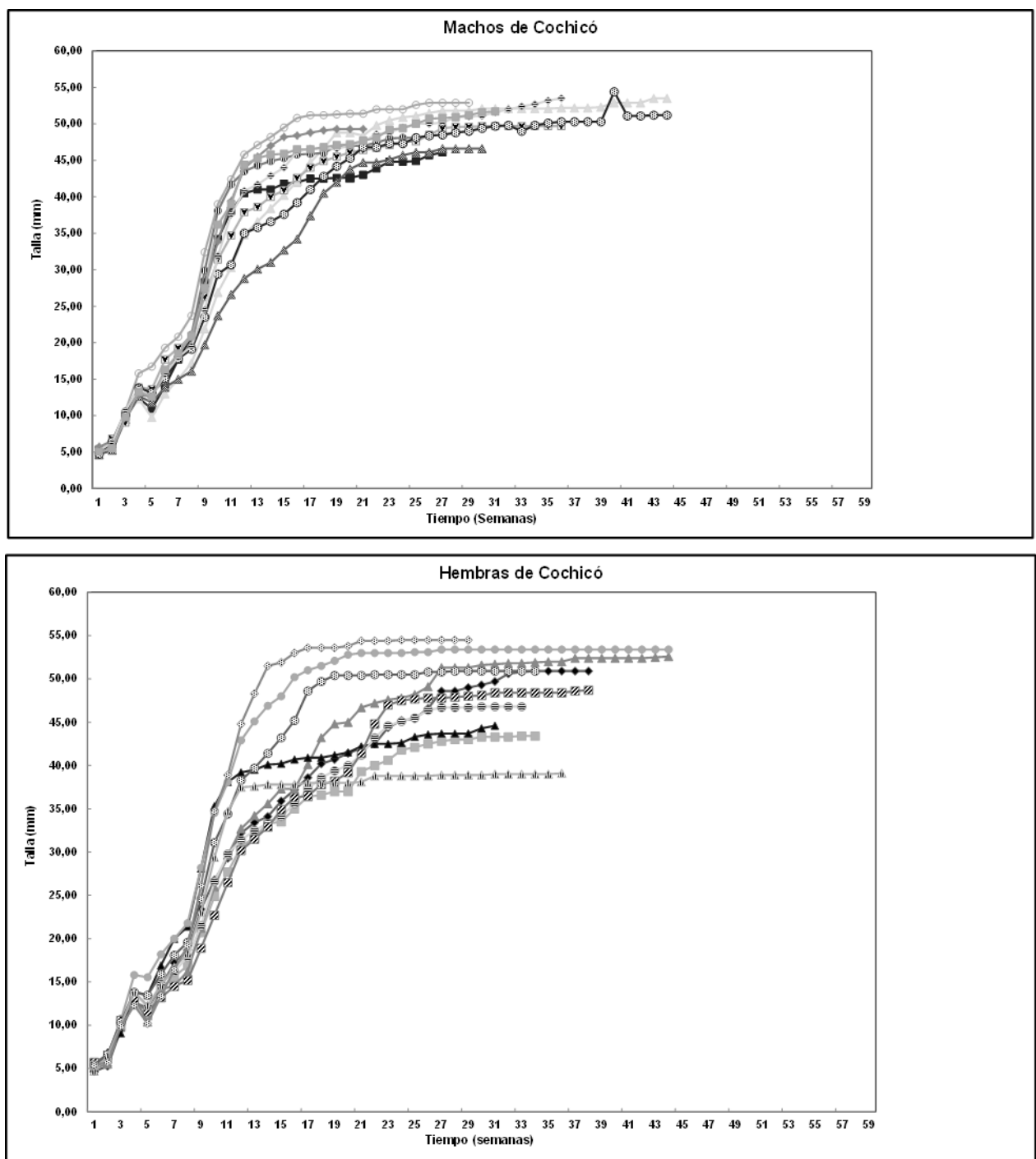


Fig. 7. Curvas de crecimiento y supervivencia de Arroyo Cochicó. a) Machos y b) hembras. Las curvas individuales se extienden hasta la última observación con vida del caracol.

3.1 Probabilidades de Transición

Las probabilidades de transición individuales entre clases de talla de 5mm de amplitud a lo largo de un mes se calcularon a partir de las curvas de crecimiento y supervivencia de 10 machos y de 10 hembras graficadas al efecto para cada una de las poblaciones (Figs. 6 y 7). Se estimaron las probabilidades de un caracol de permanecer en una misma clase ($p_{i,i}$), de pasar a la siguiente ($p_{i,i+1}$) o saltarla ($p_{i,i+2}$) en un período de un mes (cuatro semanas). También se estimó la probabilidad de morir (m) en los casos en que murieron ejemplares mientras estaban en una determinada clase de talla.

Se utilizaron distintos cálculos para obtener las probabilidades de transición individuales, de acuerdo al tiempo que los caracoles permanecieron en las distintas clases de talla (Fig. 8). Así, se establecieron dos métodos: el primero para aquellos caracoles que permanecieron menos de cuatro semanas en una misma clase de talla i (Ecuaciones 1, 2, 3 y 4) y el segundo para aquellos caracoles que permanecieron cuatro semanas o más en una misma clase de talla i (Ecuaciones 5, 6, 7 y 8).

Método 1: caracoles con menos de cuatro semanas de permanencia en la clase de talla i

Ecuación 1. Probabilidad de permanecer en la misma clase de talla i .

$$p_{i,i} = (N^{\circ} \text{ semanas en } i) / 4 \text{ semanas}$$

Ecuación 2. Probabilidad de pasar a la siguiente clase $i+1$.

$$p_{i,i+1} = (N^{\circ} \text{ semanas en } i+1) / 4 \text{ semanas}$$

Ecuación 3. Probabilidad de saltarse una clase y pasar a la clase $i+2$.

$$p_{i,i+2} = (N^{\circ} \text{ semanas en } i+2) / 4 \text{ semanas}$$

Ecuación 4. Probabilidad de morir en la clase i .

$$m_i = 1 - (p_{i,i} + p_{i,i+1} + p_{i,i+2})$$

Método 2: caracoles con cuatro semanas o más de permanencia en la clase de talla i:

Ecuación 5. Probabilidad de permanecer en la clase de talla i.

$$p_{i,i} = (N^{\circ} \text{ semanas en } i) / (N^{\circ} \text{ semanas en } i) + 1$$

Ecuación 6. Probabilidad de pasar a la siguiente clase de talla i+1.

$$p_{i,i+1} = (N^{\circ} \text{ semanas en } i+1) / (N^{\circ} \text{ semanas en } i) + 1$$

Ecuación 7. Probabilidad de saltarse una clase de talla y pasar a la clase i+2.

$$p_{i,i+2} = (N^{\circ} \text{ semanas en } i+2) / (N^{\circ} \text{ semanas en } i) + 1$$

Ecuación 8. Probabilidad de morir en la clase de talla i.

$$m_i = 1 - (p_{i,i} + p_{i,i+1} + p_{i,i+2})$$

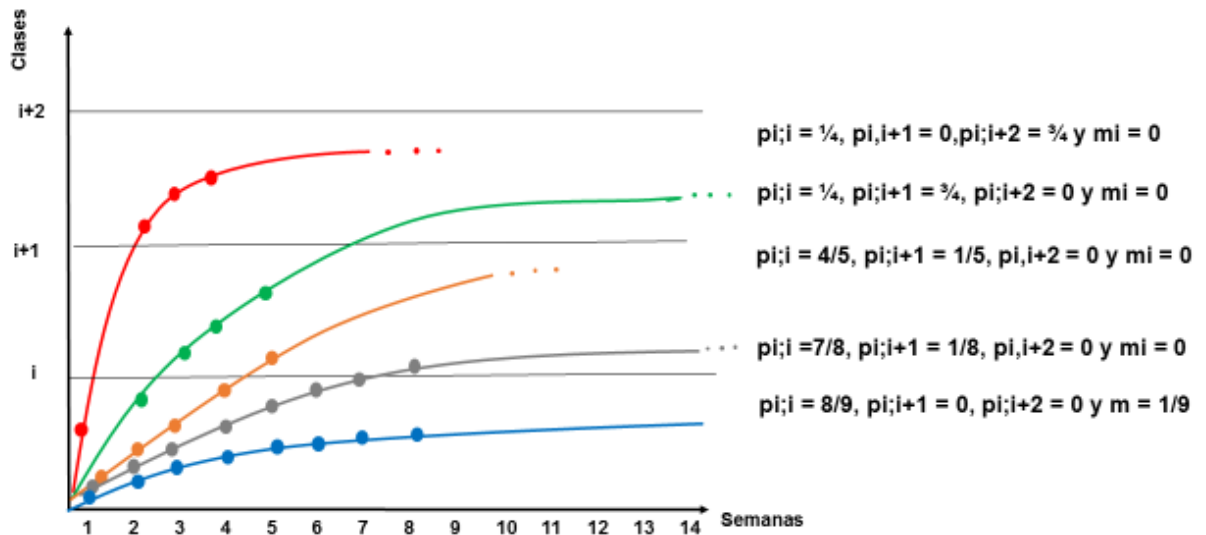


Fig. 8. Esquema explicativo en el que se detalla el cálculo de las probabilidades de transición individuales entre clases de talla (i). Se representan cinco situaciones posibles: el caracol rojo permaneció tres semanas o más en una clase y luego saltó una clase (método 1); el caracol verde permaneció tres semanas o menos en una clase y luego pasó a la siguiente (método 1); el caracol naranja permaneció cuatro semanas en una clase y luego pasó a la siguiente (método 2); el caracol gris permaneció más de cuatro semanas en una clase y luego pasó a la clase siguiente (método 2) y el caracol azul permaneció más de cuatro semanas en una clase y luego murió (método 2).

3.2 Fecundidades

A partir de las tablas de vida, ya confeccionadas con anterioridad, se calcularon las fecundidades *per capita* mensuales de las 10 hembras en cada clase de talla para ambas poblaciones. Los valores de fecundidad individual de cada una de las 10 hembras en cada clase de talla a lo largo de un mes se obtuvieron registrando el número total de huevos de cada hembra en cada clase de talla. Luego, estos totales se dividieron por la cantidad de semanas que permaneció cada hembra en cada clase de talla y para obtener la fecundidad individual de cada hembra en un mes se multiplicó ese valor por 4 semanas. (Ecuación 9).

Ecuación 9. Cálculo de las fecundidades individuales para las hembras de ambas poblaciones.

$$f_i = [(N^\circ \text{ total de huevos en } i) / (N^\circ \text{ semanas en } i)] * 4 \text{ semanas}$$

3.3 Matriz de Transición

Los valores de las probabilidades de transición y los valores de las fecundidades *per capita* se utilizaron para construir una matriz de transición por clases de talla para machos y hembras por separado. La matriz de transición es una forma de representar el crecimiento de una población estructurada por tamaños. Esta matriz describe los cambios en el tamaño poblacional debidos a la fecundidad y a la supervivencia (Gotelli, 2008). En este caso, se consideró el tamaño como una variable *proxy* de la edad, por su menor complejidad de análisis y por su relevancia en términos reproductivos y de supervivencia (Gotelli, 2008).

Para construir la matriz se utilizaron 12 clases de talla de cinco mm de amplitud: $i=5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60$ y 65. Estas clases comprendieron todos los tamaños alcanzados por los caracoles de las dos poblaciones, y se utilizó el límite superior de cada clase de talla como subíndice para indicar la clase de talla. En las matrices de transición de las hembras se incluyeron los valores de las probabilidades de transición entre clases de talla y las fecundidades *per capita*. En la matriz de los machos sólo se incluyeron los valores de las probabilidades de transición entre clases de talla. En todos los casos los valores de las matrices se calcularon como el promedio de los 10 valores individuales de fecundidad y probabilidad de transición de cada sexo y población.

3.4 Estructura estable de tallas

Se calculó el producto del vector de fecundidades *per capita* de las hembras por el vector poblacional de clases de talla de las hembras en el intervalo anterior para obtener el reclutamiento total de cada intervalo de simulación. Para simular el reclutamiento de ambos sexos en cada intervalo se dividió por dos el reclutamiento total en la primera clase del vector de clases de talla y se lo repartió entre ambos ya que en

las poblaciones de esta especie la proporción sexual en el momento del reclutamiento es de 1:1, y está determinada por factores genéticos (Yusa, 2004).

En las matrices de ambas poblaciones se consideró que $p_{5,10}$ es igual a 0.77, el valor promedio equivalente a la viabilidad de *Pomacea canaliculata* estimado en la bibliografía (Pizani *et al.*, 2005), y corresponde a la probabilidad de eclosionar y crecer de 3,5 a 5,0 mm. En esta clase los caracoles sólo tienen la posibilidad de pasar a la siguiente clase de talla ($i=10$) o mueren en esa misma clase de talla ($p_{5,5}=0$ y $m_5=1$).

Para obtener la estructura estable de tallas (EET) de machos y hembras en las dos poblaciones, se realizaron simulaciones en una planilla de cálculo de Excel. Estas simulaciones se realizaron cambiando el vector poblacional inicial para confirmar que la población alcanza la misma estructura de tallas independientemente de las condiciones iniciales.

3.5 Validación y ajuste del modelo

La estructura de tallas de cada sexo en cada población fue graficada sobre la base de datos obtenidos en muestreos mensuales realizados durante tres años en los arroyos Curamalal y Cochicó (Martín & Burela, 2008). Al igual que para las matrices se establecieron clases de 5 mm de amplitud ($i=5, 10, \dots, 65$) y se calculó la frecuencia de individuos en cada clase. Luego se elaboraron histogramas que reflejaron la estructura poblacional.

Las diferencias entre las estructuras estables de tallas (EET) y las estructuras muestrales de tallas (EMT) de cada población se compararon y analizaron teniendo en cuenta los factores ambientales naturales que afectan el ciclo de vida de la especie (Martín & Estebenet, 2002). Se consideraron las condiciones físico-químicas de los distintos hábitats (Martín & Estebenet, 2002), la disponibilidad de alimento (Tamburi & Martín, 2011), la temperatura (Seuffert & Martín, 2017), y los efectos de estos factores sobre el crecimiento, la supervivencia, la fecundidad y la madurez sexual de *P. canaliculata*. En base a lo mencionado se manipularon las probabilidades de transición entre clases de talla y las fecundidades *per capita* para minimizar las diferencias entre las EETs de las dos poblaciones y sus respectivas EMTs.

4. RESULTADOS

4.1. Matrices de transición

Las matrices de transición para machos y hembras de las poblaciones del Arroyo Curamalal y del Arroyo Cochicó (Tablas 1 y 2) se utilizaron para obtener las respectivas EETs, con las cuales se confeccionaron histogramas que reflejaron dichas estructuras.

a)

Clases	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65
5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,65	537,67	814,93	889,73	487,50
10	0,77	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
15	0,00	0,55	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20	0,00	0,00	0,58	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25	0,00	0,00	0,00	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30	0,00	0,00	0,00	0,08	0,89	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,86	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,92	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,77	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00
50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32	0,82	0,00	0,00	0,00
55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,78	0,00	0,00
60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,71	0,00
65	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,84

b)

Clases	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65
5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
10	0,77	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
15	0,00	0,55	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20	0,00	0,00	0,58	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25	0,00	0,00	0,00	0,63	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,68	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,72	0,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,58	0,77	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22	0,89	0,00	0,00	0,00	0,00
50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,77	0,00	0,00	0,00
55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,91	0,00	0,00
60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
65	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabla 1. Matrices de transición de la población correspondiente al Arroyo Curamalal: a) hembras y b) machos. Los valores coloreados indican las probabilidades de transición y fecundidades distintas de cero.

a)

Clases	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65
5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	31,73	896,37	1243,95	0,00	0,00
10	0,77	0,35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
15	0,00	0,65	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20	0,00	0,00	0,42	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25	0,00	0,00	0,00	0,63	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30	0,00	0,00	0,00	0,08	0,64	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,56	0,48	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,53	0,63	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,36	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00
50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,46	0,69	0,00	0,00	0,00
55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,93	0,00	0,00
60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
65	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

b)

Clases	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65
5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
10	0,77	0,35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
15	0,00	0,65	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20	0,00	0,00	0,55	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25	0,00	0,00	0,00	0,55	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30	0,00	0,00	0,00	0,05	0,58	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,56	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	0,69	0,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,67	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00
50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,42	0,82	0,00	0,00	0,00
55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,911	0,00	0,00
60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
65	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabla 2. Matrices de transición correspondientes a la población de Arroyo Cochicó: a) hembras y b) machos. Los valores coloreados indican las probabilidades de transición y fecundidades distintas de cero.

En las matrices de ambas poblaciones se observaron diferencias entre machos y hembras. En la población de Curamalal, las hembras alcanzaron una mayor talla máxima que los machos (65 y 55 mm respectivamente) y también se obtuvieron mayores probabilidades de transición en las clases de talla 15, 40 y 55. Además, se observó que la probabilidad de transición a la clase posterior a la siguiente ($p_{i,i+2}$) ocurre con mayor frecuencia en las hembras, en las clases 20, 25 y 30. En las matrices de la población de Cochicó no se observaron diferencias importantes entre machos y hembras. En el arroyo Curamalal tanto hembras como machos murieron más tarde o alcanzaron una mayor talla máxima (65 y 55 mm respectivamente) que en el Arroyo Cochicó, donde se observó una menor talla máxima en machos y hembras (55 mm en ambos sexos). En cuanto a la fecundidad *per capita*, se pudieron apreciar diferencias en los valores y en las clases de talla. En el Arroyo Curamalal la oviposición tuvo lugar en las clases de talla entre 45 y 65 mm, mientras que en el caso del Arroyo Cochicó, se observó en las clases de talla entre 45 y 55 mm. Los valores de las fecundidades tuvieron variaciones en las distintas clases, incrementándose desde la primer oviposición hasta

la última, salvo en el Arroyo Curamalal en el que el número de huevos disminuyó en la clase de talla 65 mm. Se observaron diferencias entre las fecundidades de la clase de talla 45 mm, de ambos arroyos, con un valor mucho mayor para las hembras del Arroyo Curamalal. Por el contrario, en las clases de talla 50 y 55 mm, las fecundidades *per capita* de las hembras del Arroyo Cochicó alcanzaron valores mayores.

Con respecto a las probabilidades de transición, en ambas poblaciones los caracoles se saltaron alguna clase de talla, pasando así de la clase i a la clase $i+2$. Esto sucedió en la clase 25 (p25; 35) para los caracoles del Arroyo Curamalal y en las clases 20 (p20; 30), 25 (p25; 35) y 30 (p30; 40) para los caracoles del Arroyo Cochicó.

4.2. Comparación entre estructuras de tallas

En general, en las EETs se pudo apreciar un decrecimiento exponencial en la frecuencia de caracoles en ambas poblaciones al aumentar la talla (Fig. 9 a y b). En las estructuras estables de tallas correspondientes a los caracoles criados en el laboratorio se observó una mayor frecuencia de caracoles pequeños, en las clases de talla entre 5 y 15 mm y menor frecuencia en las clases mayores, entre 45 y 65 mm. Ninguna de las dos estructuras estables de tallas coincidió con la EMT del arroyo correspondiente.

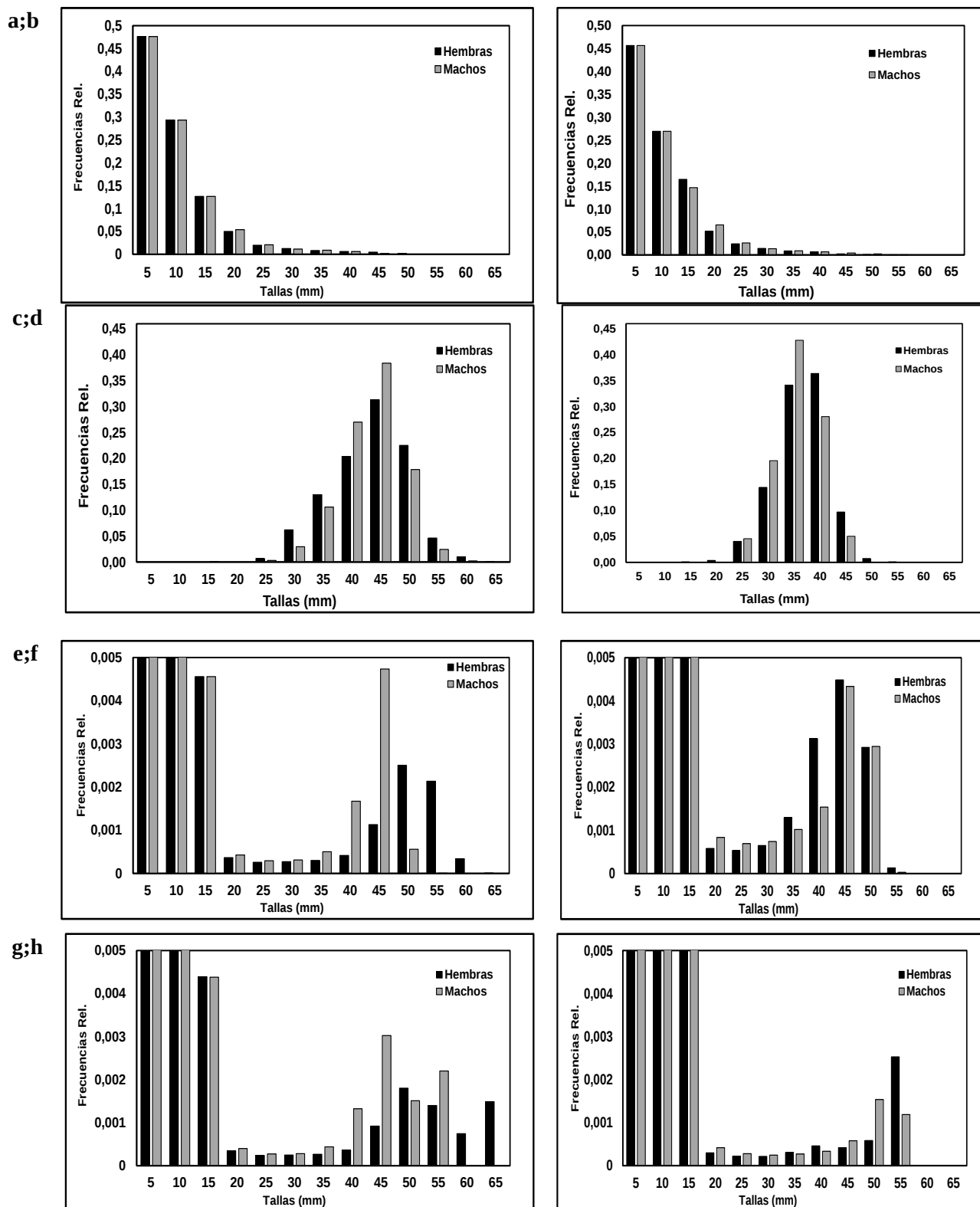
En cuanto a las EMTs (Fig. 9 c y d) se pudo apreciar una muy baja frecuencia de caracoles en las clases de talla menores, entre 5 y 15 mm y en las clases de talla mayores, entre 50 y 65 mm, en comparación con lo observado en el laboratorio. A su vez se observó una mayor frecuencia de caracoles de tamaño medio en las clases de talla entre 25 y 45 mm.

En el caso del Arroyo Curamalal, se pudieron apreciar grandes diferencias entre la EET, y la EMT. Se observó una mayor proporción de caracoles pequeños (entre 5 y 15 mm) en la EET, mientras que en la EMT, no se registraron caracoles en estas clases de talla. Algo similar ocurrió con los caracoles en clases de talla mayores.

Con respecto a la población proveniente del Arroyo Cochicó, se observó una situación similar a la del Arroyo Curamalal. También hubo grandes diferencias entre EET y EMT. La mayor frecuencia de individuos en la EET se encontró en las clases de talla menores (entre 5 y 15 mm) mientras que en la EMT se registró muy baja frecuencia de caracoles juveniles (entre 5 y 15 mm.). En las clases de talla mayores (entre 45 y 65 mm) se observó menor frecuencia tanto en la EET como en la EMT.

Debido a que las EET no coincidieron con las EMT, se llevaron a cabo algunos ajustes sobre las matrices obtenidas en el laboratorio. Se ajustaron las probabilidades de transición de machos y hembras y las fecundidades *per capita* de las hembras para minimizar las diferencias entre las EETs y las EMTs. Se multiplicaron dichos valores por un factor estimado a partir de la bibliografía y por prueba y error hasta obtener un ajuste adecuado. Se consideró que las probabilidades de transición en las clases de talla entre 5 y 15mm y las fecundidades fueron del 10 % y del 50% respectivamente de las estimadas en laboratorio (Fig. 9 e y f). Como ajuste adicional, se aplicó una reducción del 10% de las probabilidades de transición a las

clases de talla mayores, entre 55 y 65 mm (Fig. 9 g y h). En este último se obtuvo una mayor sobreestimación en la frecuencia de caracoles grandes. Teniendo en cuenta estos cálculos se obtuvieron las matrices de transición compatibilizadas para machos y hembras de ambas poblaciones, y las respectivas EETs (EET' y EET"). La estructura poblacional se modificó en ambas situaciones, ya que se obtuvo como resultado una mayor frecuencia de caracoles en las clases de talla entre 55 y 65 mm. Al analizar las estructuras poblacionales que surgieron de las matrices compatibilizadas, se vio una alta frecuencia de caracoles en las clases menores, al igual que en la población del laboratorio y un aumento en la frecuencia en las clases mayores (entre 45 y 65 mm).



Estructuras de tallas de Arroyo Curamalal.

Estructuras de tallas de Arroyo Cochicó.

Fig. 9: Estructuras de tallas de *Pomacea canaliculata*, izquierda Curamalal, derecha Cochicó. a, b: estructura estable de tallas (EET); c, d: EMTs. e, f: EET' ajustada con fecundidades de hembras y probabilidades de transición de juvenil reducidas al 50% y al 10% respectivamente. g, h: EET'' ajustada con fecundidades de hembras reducidas al 50% y probabilidades de transición de juveniles y de caracoles más grandes reducidas al 10%.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los hábitats pertenecientes a la cuenca de las Encadenadas del Oeste presentan diferencias ambientales que se ven reflejadas en los rasgos del ciclo de vida del caracol *Pomacea canaliculata*. Existen diferencias en las EMTs que se corresponden con las diferencias que se encuentran en los ambientes naturales del Arroyo Curamalal y del Arroyo Cochicó. Martín & Estebenet (2002) encontraron que el Arroyo Curamalal posee una mayor disponibilidad de recursos tróficos y de mejor calidad en comparación con el Arroyo Cochicó. Además existen diferencias en la temperatura del agua durante la época estival, en que el Arroyo Cochicó alcanza una temperatura mucho más alta (37°C) que la óptima para la supervivencia y desarrollo de los individuos (25°C). En este mismo trabajo, Martín & Estebenet (2002) también mencionan la existencia de diferencias en la salinidad siendo mucho menor en el Arroyo Curamalal. El Arroyo Curamalal, es un curso de agua de flujo continuo mientras que el Arroyo Cochicó, en cambio, es un curso de agua somero y turbio, con flujo intermitente, lo cual genera condiciones menos aptas para estos caracoles (Martín & Estebenet, 2002). Las características de cada uno de los hábitats podrían ser responsables de las diferencias interpoblacionales observadas a campo pero también las causantes de las diferentes probabilidades de supervivencia y del desarrollo diferencial de los individuos de *P. canaliculata* observadas bajo condiciones homogéneas en el laboratorio. Los diferentes patrones de supervivencia y reproducción correspondientes a las dos poblaciones del SOB se condicen con diferentes estrategias de vida de los caracoles, lo cual probablemente está relacionado con diferencias de origen genético debido a la adaptación a las distintas condiciones ambientales (Martín & Estebenet, 2002).

En ninguna de las EMTs de las dos poblaciones se registró la presencia de caracoles juveniles. El muestreo a campo a cargo de Burela & Martín (2008) en los arroyos Curamalal y Cochicó se realizó mediante colecta manual. Es probable que la metodología utilizada para la recolección de los individuos haya subestimado la abundancia de juveniles en condiciones naturales. Por otra parte, según Estebenet & Martín (2002) en el laboratorio las condiciones cuasi-óptimas y homogéneas como la temperatura y la disponibilidad constante de alimento favorecen una mayor supervivencia de caracoles. Considerando estos factores, la supervivencia de los caracoles juveniles podría ser favorecida por las condiciones de cría en el laboratorio y esto habría sobrestimado la frecuencia de caracoles juveniles en las EETs de las poblaciones de ambos arroyos, en las que se observó gran frecuencia de caracoles juveniles menores de 15 mm.

Los resultados predicen una abundancia más baja de caracoles grandes en las EMTs en comparación con las EETs. Con respecto a esto, Estebenet (1995) encontró que existen diferencias en el crecimiento de *P. canaliculata* de acuerdo a la cantidad y calidad de alimento que consumen. En cuanto a la cantidad, cuando a los individuos se les provee alimento *ad libitum* en el laboratorio, presentan mayor crecimiento y supervivencia. Asimismo, Estebenet & Cazzaniga (1992) comprobaron que un alimento de buena calidad para la cría de caracoles en el laboratorio favorece su crecimiento. A partir de dichas conclusiones, se podría decir que el alimento brindado en el laboratorio favorece el crecimiento y la supervivencia de manera tal

que pueden observarse caracoles grandes, contrariamente a lo que ocurre en los hábitats naturales, en los que el alimento suele escasear o ser de baja calidad o menor preferencia, disminuyendo la probabilidad de supervivencia. Por tanto, podría decirse que los resultados obtenidos en el laboratorio sobreestiman la frecuencia de caracoles grandes. Las condiciones de cría se asemejan más a las condiciones presentes en el Arroyo Curamalal que a las condiciones presentes en el Arroyo Cochicó. Por ello, los resultados obtenidos en el laboratorio se aproximan en mayor medida a los obtenidos en el Arroyo Curamalal.

Las fecundidades *per capita* registraron diferencias entre las poblaciones en las EETs. Los caracoles provenientes del Arroyo Curamalal presentaron mayor fecundidad que los caracoles provenientes del Arroyo Cochicó, con un período de oviposición más extenso, que abarcó más clases de talla. Esto podría deberse a que las hembras de Cochicó mostraron una tendencia a poner un mayor número de huevos por semana y las puestas fueron más grandes. De esta manera, la tasa de oviposición más alta se correlaciona de modo negativo con la supervivencia, lo cual implicaría la existencia de un trueque fisiológico (Martín & Estebenet, 2002), debido al carácter impredecible del arroyo Cochicó. Esto coincidió con los resultados predichos para las poblaciones naturales, debidos a las diferencias en los hábitats que mencionaron Martín & Estebenet (2002), como la salinidad, la disponibilidad de alimento y la temperatura. Cabe destacar que, las condiciones de laboratorio ya mencionadas podrían sobreestimar las fecundidades *per capita* de las hembras en ambas poblaciones. Considerando que las diferencias entre poblaciones se mantienen aún bajo las condiciones homogéneas del laboratorio, es probable que estas se deban a factores genéticos propios de cada una.

Según Albrecht, *et al.* (2002) la oviposición es significativamente más baja cuando disminuye la disponibilidad de alimento porque se reduce el costo energético dedicado a la producción de huevos y a su vez, el tamaño de las hembras se reduce por la falta de alimento. En los ambientes naturales es común que haya escasez de recursos tróficos, contrariamente a lo que ocurre en laboratorio. Los resultados obtenidos probablemente sobreestiman la fecundidad ya que al reducirla se mejora el ajuste entre las EETs y las EMTs.

Con respecto al dimorfismo sexual, se observó que en las EETs, los caracoles no presentaron diferencias entre sexos. Sin embargo, una vez realizado el ajuste de las matrices, las EETs muestran una mayor frecuencia de hembras en clases de talla mayores (Fig. 9 c y d). Las frecuencias de machos y hembras varían en las EMTs de acuerdo a factores ambientales que influyen en el desarrollo de ambos sexos. Se ha visto que la disponibilidad de alimento es un factor con gran potencial para generar variaciones entre poblaciones de *P. canaliculata* (Tamburi & Martín, 2011): ante una disminución en la disponibilidad de alimento, se observa un aumento en la edad a la que se alcanza la madurez sexual en las hembras y, por ende una disminución en el crecimiento poblacional. La temperatura también influye sobre la actividad reproductiva, ya que, por encima de los 30°C, disminuye la supervivencia y el crecimiento de las hembras, afectando así la tasa de oviposición. Los machos, por su parte, muestran disminución en el crecimiento y en menor medida en la supervivencia (Martín *et al.*, 2016).

Los ajustes realizados en las matrices arrojaron resultados en las EETs más aproximados a los observados en las poblaciones naturales, mediante una disminución en la fecundidad, en las probabilidades de supervivencia de caracoles juveniles y de caracoles grandes. Estos ajustes se aplicaron teniendo en cuenta las condiciones observadas a campo y cómo afectan al ciclo de vida de los individuos en condiciones de laboratorio. Sin embargo, para lograr modelos más realistas y con mayor capacidad predictiva es necesario obtener estimaciones de crecimiento, supervivencia y fecundidad a través de muestreos en los ambientes naturales o a través de experimentos de cría en mesocosmos que se aproximen a sus condiciones ambientales.

.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Albrecht, E. A., Koch, E., Carreño, N. B. & Castro-Vázquez, A. 2004. Control of the seasonal arrest of copulation and spawning in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Prosobranchia: Ampullariidae): differential effects of food availability, water temperature and day length. *Veliger*, 47, 147-152.
- Cazzaniga, N. J. & Estebenet, A. L. 1988. The effect of crowding on breeding *Pomacea canaliculata* (Gastropoda, Ampullariidae). *Comp. Physiol. Ecol*, 13, 89-96.
- Estebenet, A. L. 1995. Food and feeding in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Veliger*, 38, 277-283.
- Estebenet, A. L. & Cazzaniga, N. J. 1992. Growth and demography of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) under laboratory conditions. *Malacol. Rev.*, 25.
- Estebenet, A. L. & Cazzaniga, N. J. 1998. Sex-related differential growth in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *J. Moll. Stud.*, 64, 119-123.
- Estebenet, A. L. & Martín, P. R. 2003. Shell interpopulation variation and its origin in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from Southern Pampas, Argentina. *J. Moll. Stud.*, 69(4), 301-310.
- Estoy, G. F., Yusa, Y., Wada, T., Sakurai, H. & Tsuchida, K. 2002. Size and age at first copulation and spawning of the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 37, 199-205.
- Gotelli, N. J. 2008. A Primer of Ecology. 4° Ed. Sinauer Associates.
- Hayes, K. A., Burks, R. L., Castro-Vazquez, A., Darby, P. C., Heras, H., Martín, P. R., Qiu, J. W., Thiengo, S. C., Vega, I. A., Wada, T., Yusa, Y., Burela, S., Cadierno, M. P., Cueto, J. A., Dellagnola, F. A., Dreon, M. S., Frassa, M. V., Giraud-Billoud, M., Godoy, M. S., Ituarte, S., Koch, E., Matsukura, K., Pasquevich, M. Y., Rodriguez, C., Saveanu, L., Seuffert, M. E., Strong, E. E., Sun, J., Tamburi, N. E., Tiecher, M. J., Turner, R. L., Valentine-Darby, P. L. & Cowie, R. H. 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 Oecol.*, 54: 90-100.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database. *Auckland, New Zealand: Invasive Species Specialist Group*, 12 pp.

- Martín, P.R. & Estebenet, A. L. 2002. Inter-population variation of life-history traits in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) in Southwestern Buenos Aires Province, Argentina. *Malacologia*, 44: 153-163.
- Martín, P. R., Estebenet, A. L. & Cazzaniga, N. J. 2001. Factors affecting the distribution of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) along its southernmost natural limit. *Malacologia*, 43: 13-23.
- Martín, P. R., Burela, S., Seuffert, M. E., Tamburi, N. E. & Saveanu, L. 2019. Invasive *Pomacea* snails: actual and potential environmental impacts and their underlying mechanisms. *CAB Reviews*, 14: 1-11.
- Pizani, N.V., Estebenet, A. L. & Martín, P. R. 2005. Effects of submersion and aerial exposure on clutches and hatchlings of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Am. Malac. Bull.* 20: 55-63.
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., Van Kleunen, M., Vilá, M., Wingfield, M. J. & Richardson, D. M. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biol Rev*, 95: 1511-1534
- Seuffert, M.E. & Martín, P. R. 2017. Thermal limits for the establishment and growth of populations of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Biol. Inv.*, 19: 1169-1180.
- Tamburi, N. E. & Martín, P. R. 2009. Reaction norms of size and age at maturity of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) under a gradient of food deprivation. *J. Moll. Stud.*, 75(1), 19-26.
- Tamburi, N. E. & Martín, P. R. 2011. Effects of food availability on reproductive output, offspring quality and reproductive efficiency in the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Biol. Inv.*, 13: 2351-2360.
- Tiecher, M. J., Seuffert, M. E., Burela, S. & Martín, P. R. 2017. Life table and demographic parameters of the Neotropical apple snail *Asolene platae* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Am. Malacol. Bull.*, 35: 119- 125.
- Yusa, Y. 2004. Brood sex ratio in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) is determined genetically and not by environmental factors. *J. Moll. Stud.*, 70: 269-275.