

Influencia de la temperatura sobre el desempeño
de *Pomacea canaliculata*:
una aproximación experimental



Tesis de Maestría sub-área Ecología y Evolución
Área Ciencias Biológicas
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

Lic. Clementina Calvo Rocca

Abril 2016

Título de la tesis: “Influencia de la temperatura sobre la performance de *Pomacea canaliculata*: aproximación experimental”

Autora de la tesis: Clementina Calvo Rocca (clemen.calvo@gmail.com)

Directora de la tesis: Mariana Meerhoff Scaffo (mm@dmu.dk)

Ecología y Rehabilitación de Sistemas Acuáticos
Departamento de Ecología Teórica y Aplicada
Centro Universitario Regional Este-Facultad de Ciencias
Universidad de la República

RESUMEN

Pomacea canaliculata (Ampullaridae) es un caracol operculado de agua dulce, cuyo rango nativo de distribución comprende Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay. En Uruguay, la especie es frecuente, pero se desconoce su abundancia, sus impactos sobre la estructura y composición de otras comunidades, así como en la transferencia de materia y energía dentro del ecosistema. Sin embargo, debido a su condición de especie invasora y por causar pérdidas tanto ecológicas como económicas de gran magnitud, despierta un creciente interés a nivel mundial. Ante el escenario actual de cambios globales, que predice un aumento en las temperaturas medias y en la frecuencia de sequías e inundaciones extremas, el crecimiento y uso de los recursos por parte de *P. canaliculata* puede variar, así como sus interacciones bióticas con otras especies, con posibles consecuencias tanto en su rango nativo como exótico.

En este contexto, el objetivo principal de esta tesis fue evaluar el desempeño de *P. canaliculata* frente a distintos escenarios ambientales, en particular frente al aumento de la temperatura ambiente y a la desecación como estresores climáticos. En experimentos de laboratorio de micro y mesocosmos se combinó a la temperatura con escenarios de distinta distribución espacial de los recursos, tamaños corporales de los caracoles y de presencia de especies interactuantes potencialmente competidoras.

El aumento de la temperatura provocó mayores tasas de consumo de alimento y crecimiento, aunque los efectos dependieron del escenario en el que se encontraran los organismos. Los efectos de la temperatura tuvieron mayor magnitud sobre los caracoles de menor tamaño, y variaron según la presencia de especies congénéricas potencialmente competidoras. Frente a la desecación, *P. canaliculata* demostró ser muy resistente y tener un gran potencial de recuperación poblacional luego del disturbio.

Estos resultados revelan un desempeño ventajoso frente al aumento en la temperatura y una alta resistencia y resiliencia frente a eventos extremos como la desecación. Este tipo de estudio es relevante a nivel local ya que aporta a la comprensión del rol de una especie típicamente no considerada en estudios de ecología acuática y en sitios donde ha sido introducida o existe alto riesgo de invasión, que puede ser facilitada por los cambios globales.

ABSTRACT

Pomacea canaliculata (Ampullaridae) is a freshwater operculate snail, whose native geographic distribution includes Argentina, Bolivia, Brazil, Paraguay and Uruguay. In Uruguay, this species is frequent, but its abundance, its impacts on the structure and composition of other communities, as well as on the transfer of matter and energy within the ecosystem are largely unknown. However, because it is an invasive species that causes big economic and ecological damage, it is increasingly studied internationally. Given the current scenario of global changes, that predict an increase in mean temperatures and in the frequency of extreme droughts and flooding, both the growth and resources use by *P. canaliculata* might change, together with biotic interactions with potential consequences in its native and exotic range.

In this context, the main objective of this thesis was to evaluate the performance of *P. canaliculata* in light of different environmental scenarios, particularly an increase in temperature and the desiccation as climatic stressors. We conducted laboratory micro and mesoscale experiments where temperature was combined with scenarios of different spatial distribution of resources, body sizes of snails, and the presence of potentially competitor species.

The increase in temperature promoted higher consumption and growth rates, although the effects depended on the scenario. The effects of higher temperature were stronger on smaller-bodied snails and varied according to the presence of potentially competing congeneric species. Against desiccation, *P. canaliculata* was very resistant and with a high potential to recover after the disturbance.

These results reveal an advantageous performance with warming, and a high resistance and resilience to extreme events such as desiccation. This kind of studies is relevant at the local scale since they contribute to understand the role of a typically understudied species in current aquatic ecology research and at locations where it has been introduced or there is a high risk of invasion, risk that may be enhance by global changes.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer a Mari por ser una excelente guía y compañera en este proceso. Su constante optimismo, disposición a charlar, la calma transmitida y simplemente el hecho de estar presente para todo hacen que sea un placer trabajar con ella. Esta experiencia de investigación fue enormemente disfrutable gracias a su orientación y le agradezco muchísimo por todo!

Le agradezco también a todo el Grupo de ecología, conservación y rehabilitación de ecosistemas acuáticos continentales por su ayuda, muy especialmente a Franco, Checho, Guille, Cacu, Juan Pablo y Clau. Cada uno con sus distintas ayudas enriquecieron mi trabajo y formación. Gracias por su colaboración en las salidas de campo y las horas de laboratorio. También a las que comparten conmigo los días en el Cure, Ani, Sami, Fran, Maite, Lu G, Anita, Lu G, Lu R, etc., personas que tuve la suerte de conocer por la biología y que se han convertido en amigas. Gracias a cada integrante del grupo los días de trabajo son más divertidos.

A los participantes del proyecto AMPLIFIED que año a año he ido conociendo, especialmente a Romi y Paul, por el entusiasmo puesto en cada salida de campo y cada experimento. Ojalá sigamos trabajando juntos mucho tiempo más.

A Roger, Bruno y Du, y todas las personas que conocí en Maringá, por todo el apoyo y por hacer de la pasantía una experiencia increíble que disfruté, y en la que aprendí muchísimo.

También le agradezco a aquellos que muy amablemente contribuyeron con bibliografía, especialmente a Pablo Martín, que siempre que pudo agregó un trabajo extra y enriqueció la tesis con sus aportes.

También me gustaría agradecer a mi familia y a los amigos fuera del Cure, que estuvieron siempre apoyando y acompañando en cada etapa de la carrera, y que dieron ánimo extra en las partes complicadas y disfrutaron conmigo de todo lo bueno! Y muy especialmente a Mateo... estando cerca o lejos logró siempre estar ahí y hacer que todo sea más lindo.

Por último agradezco a Alejandro Brazeiro, Alvar Carranza, Sidinei M. Thomaz y Javier García Alonso que aceptaron ser parte del tribunal. Sus aportes y conocimientos son muy importantes para enriquecer el trabajo.

Este trabajo fue financiado por la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) a través del programa de Becas Posgrados 2013 y PEDECIBA.

INDICE

Introducción y Antecedentes.....	1
Objetivo general.....	7
Aproximación experimental y organización general de la tesis.....	7
Metodología.....	9
1. Rol del tamaño corporal y la temperatura sobre el consumo de alimento y crecimiento de <i>Pomacea canaliculata</i>	9
2. Influencia de la temperatura en la competencia inter-específica de neonatos de tres especies del género <i>Pomacea</i>	13
3. Rol de la temperatura y la distribución espacial de la macrófita <i>Hydrilla verticillata</i> sobre el crecimiento de juveniles de <i>Pomacea canaliculata</i>	18
4. Rol de eventos extremos de sequía sobre la resistencia y resiliencia de <i>Pomacea canaliculata</i>	22
Resultados.....	30
1. Rol del tamaño corporal y la temperatura sobre el consumo de alimento y crecimiento de <i>Pomacea canaliculata</i>	30
2. Influencia de la temperatura en la competencia inter-específica de neonatos de tres especies del género <i>Pomacea</i>	39
3. Rol de la temperatura y la distribución espacial de la macrófita <i>Hydrilla verticillata</i> sobre el crecimiento de juveniles de <i>Pomacea canaliculata</i>	43
4. Rol de eventos extremos de sequía sobre la resistencia y resiliencia de <i>Pomacea canaliculata</i>	47
Discusión.....	53
Rol de la temperatura y el tamaño corporal sobre el desempeño de <i>P. canaliculata</i>	53
Aumento de temperatura en distintos escenarios de características bióticas.....	58
Respuestas frente a un evento extremo de disminución del nivel del agua.....	63
Implicancias del cambio climático sobre el desempeño de <i>P. canaliculata</i> dentro de su ambiente nativo y en regiones donde es invasora.....	65
Conclusiones y perspectivas.....	69
Bibliografía.....	71
Anexo.....	82

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

El sistema terrestre está sufriendo numerosos cambios, debido principalmente al incremento exponencial de la población y las actividades humanas (Vitousek *et al.* 1997). Algunos cambios tienen efectos a escala planetaria, como ser los generados por el cambio climático y cambios en los ciclos biogeoquímicos, y otros a escala regional y local (Steffen *et al.* 2015). Estos últimos incluyen la fragmentación y simplificación de hábitats, presencia de contaminantes, eutrofización de los sistemas acuáticos continentales y marinos, y la sobreexplotación de recursos naturales, entre otros. Aunque actúan en sitios particulares, por ocurrir en múltiples lugares de forma simultánea y generar efectos agregados, estos últimos también causan transformaciones globales (Rockström *et al.* 2009). En conjunto, los cambios globales afectan distintos niveles de organización biológica e inciden en última instancia sobre los ecosistemas, al alterar su estructura, componentes y funciones.

Bajo el escenario de cambio climático (IPCC 2007), entender el efecto de la temperatura sobre los organismos aumenta su relevancia. El aumento de la temperatura afecta ya hoy en día a muchas especies y ecosistemas (e.g. Dillon *et al.* 2010; Woodward *et al.* 2010; Sheridan & Bickford 2011; Bellard *et al.* 2012). Al afectar las tasas de muchos procesos biológicos y requerimientos energéticos, la temperatura ambiente afecta, entre otros, los comportamientos alimentarios de muchos organismos e incide sobre las interacciones bióticas (Woodward *et al.* 2010). La vulnerabilidad que tendrán las especies frente al aumento de la temperatura media (componente más directo y analizado del cambio climático; IPCC 2007), depende en gran medida de cómo se alteren dichas interacciones con las demás especies de la comunidad (Huey *et al.* 2012; Reuman *et al.* 2014).

Además de modificaciones en la temperatura media, con el cambio climático se prevé en muchas regiones un aumento de la frecuencia e intensidad de eventos extremos de sequía o inundación, lo que determina grandes fluctuaciones en el nivel del agua de ecosistemas acuáticos continentales (Carpenter *et al.* 1992; IPCC 2007), y afecta el tiempo disponible para la respuesta de la biota (Coops *et al.* 2003; Zohary & Ostrovsky 2011). Períodos extensos de sequía van a ser más frecuentes y severos (Bogan *et al.* 2015), acelerando la pérdida de especies, causando stress fisiológico a muchas otras, alterando los rangos de distribución, y en suma, reduciendo la biodiversidad en los sistemas dulceacuícolas (Wrona *et al.* 2006; Kundzewicz *et al.* 2008; Jeppesen *et al.* 2014).

Dado que la temperatura media y la frecuencia de eventos extremos aumentan a tasas sin precedentes, el cambio climático muy probablemente iguale o sobrepase la destrucción de hábitats como mayor contribuidor a la pérdida de biodiversidad (Bellard *et al.* 2012). Asimismo, el cambio climático posiblemente va a afectar desproporcionadamente a los organismos ectotermos acuáticos, como ser los moluscos (Cordellier *et al.* 2012), a través de alteraciones severas en la temperatura, la calidad del agua y el nivel del agua (Mouthon & Daufresne 2015).

A menor escala espacial, los múltiples cambios que ocurren a nivel local promueven la degradación y simplificación de muchos ecosistemas, con una tendencia hacia la homogeneización de los mismos (Western 2001; Mortelliti *et al.* 2010). Cuando características como la conectividad del hábitat (Kolar & Lodge 2001), el régimen de disturbios o la disponibilidad de recursos (Davis *et al.* 2000) y las tramas tróficas (Berlow *et al.* 2004) se alteran, muchos organismos pueden modificar su desempeño con consecuencias a nivel poblacional, comunitario y ecosistémico.

La diversidad y abundancia de especies residentes en los sistemas (e.g. Shurin 2000; Kennedy *et al.* 2002), también pueden tener efectos directos e indirectos sobre el desempeño de los organismos. Dentro de las interacciones existentes entre los mismos, se destacan la depredación y la competencia como interacciones directas (McKinney *et al.* 2007), y las cascadas tróficas como indirectas, que en conjunto explican en gran medida los flujos de materia, energía e información dentro de las comunidades. La comprensión de las redes tróficas completas, y como éstas se verán afectadas por los cambios predichos en el ambiente, requiere del análisis de la mecánica de las interacciones simples (Araújo & Luoto 2007; Lang *et al.* 2012). Las redes tróficas son una característica emergente que surge como consecuencia de mecanismos actuando a nivel de organismo, debido a que los rasgos individuales de alimentación son quienes determinan en última instancia los patrones de las redes (Petchey *et al.* 2008). La competencia en particular, dada entre organismos que comparten algún recurso finito, es una de las principales fuerzas organizadoras de las comunidades, y sus mecanismos y efectos dependen de las condiciones del ambiente (Menge & Sutherland 1976; Morin 2011). En niveles basales de las redes tróficas, la presión de consumo que ejercen los individuos ayuda a comprender la diversidad y abundancia de los productores primarios, y a mayor escala los efectos que se propagan dentro de la red (O'Connor 2009).

De este modo, tanto las variables climáticas como las características locales de los hábitats pueden modificar la presencia, distribución e interacción de las especies (Grabowski *et al.* 2008; Kovalenko *et al.* 2012), aunque la gran variabilidad en las respuestas que los organismos tendrán frente a cambios en el clima es una limitante al intentar predecir los efectos de los cambios globales (Culver & Rawson 2004). Asimismo, los distintos componentes del cambio global pueden interactuar, en muchos casos posiblemente de forma sinérgica, intensificando sus efectos (e.g. Sala *et al.* 2000; Brook *et al.* 2008; Moss *et al.* 2011; Bellard *et al.* 2012; Meerhoff *et al.* 2012), complejizando aún más la realización de predicciones. En este escenario, aquellos organismos que toleren los cambios en las condiciones ambientales y sean más eficaces adaptándose a los mismos, a través de respuestas morfológicas, comportamentales o fisiológicas, tendrán una ventaja competitiva (Chevin *et al.* 2010; Hof *et al.* 2011).

Para los organismos con movilidad limitada, como los moluscos de agua dulce, las migraciones pueden no ser posibles cuando el sistema en el que habitan se modifica. En particular, el riesgo de extinciones locales aumenta debido a fuertes fluctuaciones del nivel del agua (Collas *et al.* 2014). Los moluscos dulceacuícolas usualmente habitan zonas litorales bajas, que experimentan impactos negativos desproporcionados frente a niveles de agua cambiantes en comparación con zonas más profundas (Brauns *et al.* 2008; Jeppesen *et al.* 2014; Evtimova & Donohue 2016). Durante los eventos de sequía, la supervivencia de los moluscos depende de respuestas tanto fisiológicas como comportamentales, que incluyen migración, estivación o enterramiento (Gough *et al.* 2012), que ayudan a la supervivencia así como a la recuperación luego de ocurrido el disturbio (i.e. resiliencia, sensu Holling 1973). Además de eliminar o reducir las poblaciones de ciertos organismos intolerantes, las fluctuaciones en el nivel del agua pueden dar una ventaja competitiva a aquellos que sí se aclimatan.

El género *Pomacea* (en adelante por su nombre común Pomacea), perteneciente a un clado del Nuevo Mundo dentro de la familia Ampullariidae, está compuesto por caracoles operculados de agua dulce (Hayes *et al.* 2009; Hayes *et al.* 2015). Los miembros del género son usualmente llamados caracoles manzana debido a su conchilla amarronada, grande y redonda (Cowie 2002). *Pomacea* tiene un lugar destacado dentro de los moluscos de agua dulce debido al gran tamaño que pueden alcanzar sus ejemplares y su apetito voraz (Youens & Burks 2008). Existen aproximadamente 50 especies de *Pomacea* conocidas en Sudamérica

(Cazzaniga 2002), cuatro de ellas registradas en Uruguay: *P. canaliculata*, *P. maculata*, *P. scalaris* y *P. megastoma* (Scarabino 2004; Hayes *et al.* 2012).

Pomacea canaliculata (Lamarck, 1822), modelo de estudio de esta tesis, tiene un área de distribución nativa que comprende Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay, aunque en las últimas décadas ha sido dispersada, intencional o accidentalmente, colonizando nuevas áreas (e.g. Du *et al.* 2007; Roll *et al.* 2009; Collier *et al.* 2010; Oscoz *et al.* 2010; Marwoto & Isnaningsih 2011). Esto ha ocurrido principalmente como consecuencia de su uso como alimento para el ser humano y como especie ornamental en acuarios (Thiengo *et al.* 1993; Cowie 1998). Además de reemplazar a varias especies de caracoles nativos (Cowie & Robinson 2003), puede afectar enormemente la vegetación acuática, por ejemplo humedales (USA, Howells & Smith 2002 y China, Kwong *et al.* 2010) y cultivos de arroz (España, Oscoz *et al.* 2010; Taiwan, Vitousek *et al.* 1996 y Filipinas, Ewel *et al.* 1999), y generar problemas sanitarios, al ser vector del nemátodo *Angiostrongylus cantonensis*, causante de la enfermedad infecciosa meningoencefalitis eosinofílica en humanos (Mochida 1988). Por dichas razones despierta un gran interés debido a las importantes pérdidas económicas, ecológicas y potencialmente sanitarias que causa cuando es introducida en regiones no nativas (Vázquez-Silva *et al.* 2011).

Pomacea canaliculata ocupa un sitio intermedio en las tramas tróficas, consume gran variedad de macrófitas acuáticas y perifiton, y es considerada una especie herbívora generalista (Lach *et al.* 2000; Carlsson & Brönmark 2006; Boland *et al.* 2008) e incluso omnívora. A su vez, tiene una producción secundaria considerablemente alta cuando se lo compara con otros macroinvertebrados bentónicos (Kwong *et al.* 2010). Su presencia en sistemas acuáticos puede tener fuertes impactos en la estructura y composición de las comunidades vegetales, siendo de gran relevancia en el funcionamiento ecosistémico de muchos cuerpos de agua (Burlakova *et al.* 2008).

Pomacea es tolerante a un amplio rango de temperatura ambiente y aumenta su nivel de actividad e ingesta de alimento a medida que la misma es más alta (Heiler *et al.* 2008; Seuffert *et al.* 2010). Además de patrones alimenticios, la temperatura afecta otros procesos de *P. canaliculata*, por ejemplo provocando la aceleración de los eventos reproductivos y el aumento de su frecuencia (Albrecht *et al.* 1999). Frente a niveles bajos del nivel del agua o temperaturas relativamente extremas (por debajo de 10°C o sobre 35°C), *P. canaliculata* disminuye significativamente su tasa metabólica entrando en un período de estivación,

durante el cual generalmente se entierra (Guppy & Withers 1999; Wada & Yoshida 2000). Esta hibernación en el sedimento podría, en parte, explicar su supervivencia en regiones con temperaturas más bajas que las de su región de origen (Stange 1998; Matsukura *et al.* 2008).

Pomacea puede modificar su historia de vida según las condiciones de temperatura ambiente (Yoshida *et al.* 2009), por lo que conocer su desempeño ecológico en distintas etapas de su ciclo de vida (i.e. neonatos, juveniles y adultos) podría aportar al entendimiento de las dinámicas poblacionales de la especie en diversos ambientes (Carlsson & Brönmark 2006; Boland *et al.* 2008). La estructura de tamaños de las poblaciones de *P. canaliculata* importa porque, a pesar de que todos los individuos reducen la biomasa de las macrófitas, el forrajeo es tamaño-dependiente y los organismos de menor tamaño tienen tasa de ingesta relativa a la masa corporal más alta comparado con tamaños mayores (Carlsson & Brönmark 2006). Esta relación alométrica existente entre la tasa metabólica y el tamaño corporal permite la estimación de las magnitudes del flujo, y de la transformación y almacenamiento de energía a partir de las abundancias y masas corporales de los organismos (Brown & Gillooly 2003). Es así, que el tamaño corporal, al estar relacionado con muchos aspectos de la ecología de las especies, se convierte en una herramienta útil como medida sustituta del nicho que las mismas ocupan (Woodward *et al.* 2005).

En Uruguay, la primer referencia de *P. canaliculata* data de 1835 (d'Orbigny) en el departamento de Montevideo (Scarabino 2004). Fue definida como la especie más abundante del género *Pomacea* (Di Persia & Olazarri 1986) y especie muy abundante de la cuenca del Río Uruguay a principios de la década del '90 (Thiengo *et al.* 1993). Estudios recientes descriptivos de la diversidad de macroinvertebrados en sistemas de agua dulce del Uruguay, la incluyen dentro de listas de las especies presentes (Morelli & Verdi 2014), sin información cuantitativa sobre su abundancia. Aún en trabajos descriptivos específicos de moluscos la información especie-específica es escasa. Como ejemplo, en el trabajo realizado por César *et al.* (2012), *P. canaliculata* se ubicó dentro de las especies de moluscos más frecuentes, con valores máximos de aparición en verano, aunque no se brinda información cuantitativa. *Pomacea canaliculata* estaría en todas las cuencas de Uruguay, según un trabajo realizado con datos de la colección del Museo de Historia Natural, y complementado con muestreos orientados a la búsqueda específica de Ampullaridos (Röhrdanz *et al.* 2014).

Por los grandes tamaños que puede alcanzar y su alta frecuencia de aparición, se espera que la biomasa que esta especie representaría dentro de la comunidad de macroinvertebrados sea

muy alta. Sin embargo, no existen trabajos específicos que registren densidades de sus ejemplares para nuestro país, sino simplemente referencias tangenciales en trabajos de otros temas que constatan su presencia, y en ocasiones su alto número de individuos (e.g. Dutra *et al.* 2001; Meerhoff 2006; Teixeira de Mello & Eguren 2008). Las interacciones existentes con las demás especies de la comunidad en su rango nativo se conocen principalmente a través de estudios a nivel regional (e.g. Rabello da Silva & Figueiredo 2014). Dentro del territorio uruguayo, los registros de sus interacciones generalmente se centran en las otras especies interactuantes y comprenden: *Rhamdia quelen* (bagre negro) depredador de *P. canaliculata*, *Rostrhamus sociabilis* (águila caracolera) es un ave predatora presente en variados hábitats y que se alimenta casi exclusivamente del caracol manzana (Rodríguez & Tiscornia 2008; Zilio *et al.* 2014), *Caiman latirostris* (caimán) que elige a *Pomacea* como una de sus principales presas durante toda su vida (Borteiro *et al.* 2009) y organismos del orden Temnocephalida, platelmintos que habitan dentro de la cavidad del manto de *P. canaliculata* (Ponce de León & Volonterio 2003).

Las especies del género *Pomacea* comúnmente no se posicionan dentro de las especies más encontradas en los muestreos de macroinvertebrados acuáticos. La dificultad de su registro y de la obtención de datos en la bibliografía, podría deberse a que las metodologías generalmente utilizadas para el muestreo de dicha comunidad no lo capturan representativamente. Uno de los métodos más usados para la captura de macroinvertebrados es el surber, que consiste en una red que muestrea un área determinada del fondo del cuerpo de agua y captura los organismos presentes en él. En sistemas más profundos es común usar una draga para obtener muestras del fondo del sistema en busca de macroinvertebrados. Ambas técnicas sub-muestran a *Pomacea*, que generalmente no se encuentra en el sustrato ni en lugares próximos al centro del cauce, arrojando valores de poca abundancia (e.g. Arocena 1996). Por sus hábitos alimenticios *P. canaliculata* usualmente se encuentra, en los sistemas de agua dulce, adherido a las macrófitas flotantes y sumergidas alimentándose de ellas (e.g. Meerhoff *et al.* 2007). Asimismo, cuando las condiciones climáticas no son favorables se entierra, no pudiendo ser detectado en muestreos. La incorporación de metodologías que incluyan el muestreo con redes, eficaces en la captura de organismos de variados micro-hábitats, así como los muestreos considerando distintos estratos espaciales de forma de incluir vegetación riparia, complementarían de manera exitosa las técnicas de muestreo fijas previamente descritas (Carter & Resh 2001).

La escasa información generada a nivel local de *Pomacea canaliculata*, y de todo el género más ampliamente, deja en evidencia la falta de estudios tanto taxonómicos como ecológicos, en particular considerando el escenario de cambios globales y locales sobre los ecosistemas acuáticos.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el desempeño de *Pomacea canaliculata* frente a distintos escenarios ambientales que reflejan algunos componentes del cambio global, en particular: aumento de la temperatura media del ambiente, cambios en la estructura física de los hábitats y disminución del nivel de agua por aumento en la intensidad de eventos climáticos extremos (deseccación).

Se pretende aportar a la comprensión de la autoecología de *P. canaliculata* y evaluar sus potenciales implicancias en patrones biológicos y ecológicos a mayor escala ecológica. Puntualmente, se pretende entender el comportamiento de esta especie en distintos escenarios de temperatura ambiente y condiciones bióticas, y generar información sobre su desempeño dentro de su rango nativo de distribución.

APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL Y ORGANIZACIÓN GENERAL DE LA TESIS

El objetivo general planteado se abordó mediante una combinación de experimentos que en conjunto buscan dar idea del desempeño global de *P. canaliculata*, y hacer predicciones de cómo la especie se verá afectada frente a cambios en el clima. Se pretendió analizar combinaciones de distintos escenarios que aportaran a contestar, en parte, la gran pregunta planteada.

Los experimentos incluyeron al aumento de la temperatura ambiente y a la desecación como estresores climáticos. La temperatura se combinó inicialmente con distintas categorías de tamaño corporal de los individuos, con el fin de estudiar el rol de ambas variables y analizar su interacción. Asimismo, se combinó a la temperatura con escenarios de distinta distribución espacial del hábitat/alimento y de presencia de especies interactuantes potencialmente competidoras. En la mayoría de los casos, las respuestas estudiadas se centraron en variables del comportamiento alimenticio de los caracoles.

Se utilizaron variados tamaños de caracoles para integrar información de las distintas etapas del ciclo de vida, todas relevantes a nivel de funcionamiento ecosistémico. En uno de los experimentos, realizado en Maringá (Brasil), se trabajó con la macrófita sumergida *Hydrilla verticillata*, especie exótica invasora en dicho país, perteneciente a la misma familia que la macrófita nativa *Egeria densa* (incluida en otro de los experimentos). La inclusión de *Hydrilla* tiene valor en sí mismo, ya que, por su rápido crecimiento y múltiples métodos de reproducción, se dispersa exitosamente colonizando nuevos ambientes donde compete y desplaza a la vegetación nativa, interfiere con el uso recreacional de los sistemas y causa problemas en la navegación, entre otros. Asimismo, en otro experimento se incluyó a dos especies del mismo género que *P. canaliculata* con las que co-ocurre en gran parte del territorio nacional, para analizar los efectos de una potencial competencia por los recursos alimenticios.

Los experimentos se realizaron en el Centro Universitario de la Región Este - Maldonado (CURE) y la Universidad Estadual de Maringá, Brasil (UEM). La elección de las temperaturas se intentó aproximar al escenario A2 del IPCC, en el cual se proyecta un calentamiento de aproximadamente 3.4°C para el 2100 en la zona de distribución nativa de *P. canaliculata* (IPCC 2007; Rusticucci & Renom 2008; Marengo *et al.* 2009).

A continuación se describen en distintas secciones los experimentos realizados, detallando el o los objetivos específicos, hipótesis y predicciones asociadas, la metodología llevada a cabo y finalmente los resultados obtenidos. Luego de las secciones correspondientes a cada experimento se culmina con una discusión global de los resultados y las perspectivas planteadas a partir de esta tesis.

METODOLOGÍA

1. Rol del tamaño corporal y la temperatura sobre el consumo de alimento y crecimiento de *Pomacea canaliculata*

Objetivos específicos

1. Analizar experimentalmente el rol del tamaño corporal sobre el consumo (absoluto y relativo) de alimento y crecimiento de tres categorías de talla de *P. canaliculata*.
2. Analizar el efecto de la temperatura ambiente sobre dichas respuestas.

Hipótesis

1. El tamaño corporal influye sobre la ingesta de alimento. Mientras que la ingesta absoluta aumenta con la biomasa de los organismos, individuos de menor masa corporal tienen mayor tasa de ingesta relativa (a su masa) con respecto a individuos mayores, y como consecuencia mayores tasas de crecimiento relativas.
2. El aumento de la temperatura provoca mayores requerimientos energéticos por aceleración del metabolismo en los organismos ectotermos. Los organismos pequeños tienen proporciones superficie-volumen elevadas, por lo que el aumento de la temperatura los afecta en mayor medida y deben consumir relativamente más alimento para mantener sus tasas metabólicas que los organismos de mayor tamaño.

Predicciones asociadas

1. La ingesta absoluta de alimento aumentará con la masa corporal. La ingesta relativa de alimento y crecimiento relativo disminuirán con el aumento en la masa corporal de los ejemplares.
2. La ingesta (tanto relativa como absoluta) de alimento de *P. canaliculata* aumentará con un incremento en la temperatura ambiente para las tres categorías de tamaño, siendo los efectos desproporcionadamente mayores en los individuos de menor biomasa.

Metodología

Diseño experimental

Se realizó un experimento de microcosmos en instalaciones del CURE – Maldonado en marzo de 2015, en el cual 36 especímenes de *P. canaliculata* fueron colocados en 36 acuarios rectangulares de 40 l (25.0 x 35.0 x 46.0 cm).

Tres categorías de tamaño de caracoles fueron estudiadas: pequeños (< 1.0 g peso fresco, PF)), medianos (1.0 g < x < 10.0 g PF) y grandes (> 10.0 g PF)). Las unidades experimentales, conteniendo un único caracol, estuvieron sometidas a temperatura control (promedio de 21.1 °C) o alta (promedio 25.7 °C). El diseño resultó en seis tratamientos replicados seis veces (Fig. 1).

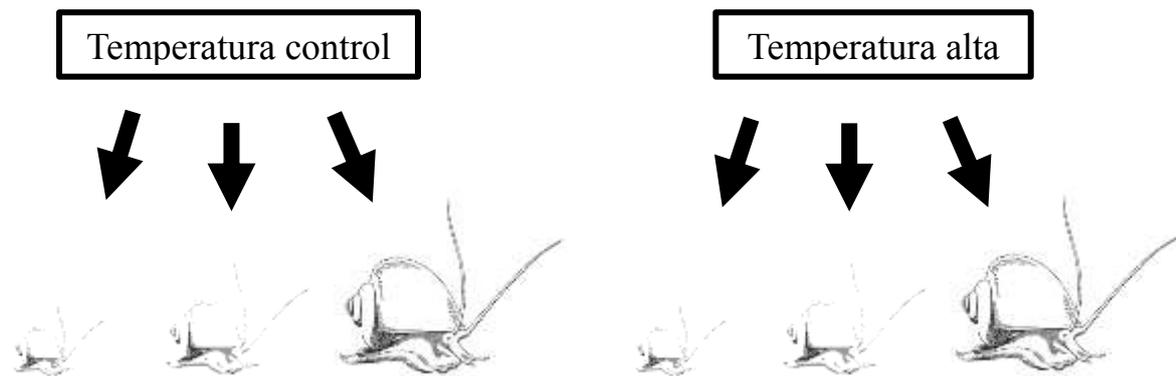


Figura 1. Dibujo esquemático del diseño experimental enfatizando la combinación de los tratamientos de las diferentes temperatura (control y alta) con las tres categorías de tamaño estudiadas de *P. canaliculata* (pequeño, mediano y grande). Cada combinación de tratamientos se repitió seis veces.

Los caracoles de las tres categorías de tamaño fueron colectados de la Laguna del Diario, Maldonado, Uruguay (S 34°54'31"; O 55°00'46") y mantenidos durante una semana en tanques oxigenados conteniendo agua del sitio de colecta hasta el inicio del experimento (Fig. 2). Las temperaturas deseadas se lograron al instalar los acuarios, conteniendo agua declorada, dentro de cámaras de temperatura controlada (controladores electrónicos ID PLUS modelo 961), donde los tratamientos fueron colocados al azar.

Como alimento se eligió lechuga, que fue lavada cuidadosamente con agua destilada para remover cualquier posible material adherido. Antes del comienzo del experimento las hojas fueron secadas para remover el exceso de agua y se midió su peso como biomasa húmeda total. El experimento fue iniciado sin diferencias significativas entre ambas temperaturas para las tallas y pesos de los caracoles de cada categoría de tamaño (todos los *T*-test $p > 0.05$).



Figura 2. Ejemplares de *P. canaliculata* de las tres categorías de tamaño analizadas durante el experimento: pequeño, mediano y grande de izquierda a derecha. Talla inicial (media \pm ES): pequeño: 11.55 ± 0.19 mm, mediano: 26.29 ± 0.65 mm; grande: 37.81 ± 1.21 mm. Peso fresco inicial (media \pm DS): pequeño: 0.38 ± 0.01 g; mediano: 5.2 ± 0.21 g; grande: 16.36 ± 1.03 g.

Los acuarios fueron cerrados en su parte superior por malla de tejido de alambre para evitar el escape de los caracoles. Se colocaron sistemas de aireación en cada unidad experimental, los cuales trabajaron continuamente durante todo el experimento. El fotoperiodo al que estuvieron sometidos los acuarios fue de 12 horas de oscuridad y 12 horas de luz.

El experimento completo tuvo una duración de 16 días. Cada 2 o 3 días la lechuga incorporada en cada acuario fue removida y pesada luego de quitar el exceso de agua, e inmediatamente se colocó una nueva cantidad conocida de alimento. Los caracoles fueron medidos y pesados utilizando calibre y balanza digital al inicio del experimento y luego cada 5 días. Asimismo, durante dichos días, se midió la temperatura, conductividad, pH, y concentración de oxígeno en el agua (% y mg l^{-1}) de cada acuario.

Se incorporaron controles conteniendo únicamente lechuga, para registrar cambios en su biomasa no relacionados al consumo, y solo caracoles, a fin de medir variaciones en la biomasa durante inanición. Del análisis de los controles se obtuvo que las hojas de lechuga a temperatura control no sufrieron modificaciones significativas (T -test; $p > 0.05$), mientras que a alta temperatura redujeron su biomasa (T -test; $p < 0.05$, pérdida de 4 g de biomasa fresca), siendo necesario el uso de un factor de corrección en los análisis posteriores para este tratamiento. En inanición, los caracoles redujeron su biomasa, pero sin diferencias significativas entre ambas temperaturas (T -test; $p > 0.05$).

La tasa de crecimiento relativa (TCR, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de los caracoles fue calculada como:

$$\text{TCR} = (X_f - X_i) / (X_i * \Delta t),$$

donde X_f es el peso fresco en el tiempo final (g), X_i el peso fresco en el tiempo inicial (g) y Δt el intervalo de tiempo en días.

La tasa de ingesta específica (TIE, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de los caracoles fue calculada como:

$$\text{TIE} = \text{LD} / \text{PP},$$

donde LD es la lechuga consumida por día (peso fresco, g) y PP el promedio del peso fresco de los ejemplares durante el experimento (g).

Para calcular la eficiencia del crecimiento de los individuos se calculó la eficiencia en la conversión de alimento (ECA, g g^{-1}) en biomasa corporal como:

$$\text{ECA} = (X_f - X_i) / \text{LT},$$

donde X_i y X_f son los pesos frescos iniciales y finales de los caracoles (g), y LT el peso acumulado de la lechuga (g) consumida durante el mismo período.

Se calculó la ingesta de alimento absoluta durante el experimento (g de lechuga consumidos durante los 16 días) y la ingesta de alimento relativa (g de lechuga total consumida en relación a la biomasa promedio de los caracoles) para cada categoría de tamaño y a ambas temperaturas. Se utilizó el promedio del peso de los caracoles para integrar la información del mismo durante todo el experimento.

Análisis de datos

El efecto de la temperatura y tamaño de los individuos sobre el desempeño de *P. canaliculata* fue analizado estadísticamente usando ANOVA de dos vías (factores: temperatura (control y alta) y tamaño (pequeño, mediano y grande), $N = 6$ réplicas). Las variables respuesta fueron: tasa de crecimiento relativa, tasa de ingesta específica y eficiencia en el crecimiento. Asimismo, dentro de cada categoría de tamaño se evaluó el consumo de alimento de los caracoles entre temperaturas a través de *T*-tests (6 réplicas).

Un nivel de $\alpha = 5\%$ fue utilizado para determinar significancia estadística. Cuando hubo diferencias significativas se aplicó el test *a posteriori* de Tukey. Previo a los análisis, los datos fueron analizados para el supuesto de normalidad, a través de los tests de Kolmogorov–Smirnov & Lilliefors y de Shapiro-Wilk. Asimismo, se analizó la homogeneidad de varianzas de los datos utilizando el test de Levene. Cuando no se cumplió el supuesto correspondiente, se realizó una transformación de los datos ($\log(x)$ o \sqrt{x}), y la variable fue re-analizada.

Los modelos para analizar la relación entre el peso inicial de los individuos y la tasa de crecimiento relativa, tasa de conversión específica y eficiencia en el crecimiento fueron generados a través de regresiones no lineales por el método de mínimos cuadrados, usando el algoritmo de Levenberg-Marquardt. Para cada relación se eligió el modelo que mostrara el mejor ajuste. Asimismo, se logaritizaron las variables a fin de generar regresiones lineales y comparar las pendientes e interceptos de ambos niveles de temperatura. Estos análisis se realizaron tomando al peso inicial de los caracoles como una variable continua, y no categórica como en los análisis previos, debido al rango de tamaños existente dentro de cada categoría definida (principalmente en la intermedia y grande).

Los análisis estadísticos se realizaron en los programas Statistica, versión 8.0 (StatSoft, Inc. 2007) y Statgraphics Centurion XVII, versión 17.0.16 (Statpoint Technologies, Inc. 2015).

2. Influencia de la temperatura en la competencia inter-específica de neonatos de tres especies del género *Pomacea*

Objetivos específicos

1. Evaluar la incidencia de la temperatura ambiente sobre la ingesta (absoluta y relativa) de alimento y el crecimiento de neonatos de tres especies del género *Pomacea*: *P. canaliculata*, *P. maculata* y *P. megastoma* en presencia de organismos de su propia especie.
2. Analizar el efecto de la competencia inter-específica sobre la ingesta (absoluta y relativa) y el crecimiento de las tres especies.
3. Analizar el efecto del aumento de la temperatura ambiente sobre dichas interacciones.

Hipótesis

1. A mayor temperatura se incrementará la ingesta, tanto absoluta como relativa, por parte de las tres especies debido a los mayores requerimientos energéticos, y por ende aumentará el crecimiento.
2. La competencia con otras especies por un recurso finito, disminuye el tiempo efectivamente dedicado a la alimentación por parte de los individuos que peor desempeño tengan durante la interacción, afectando negativamente su crecimiento.
3. El incremento de la temperatura favorece o perjudica el desempeño de los organismos según la identidad de las especies, pudiendo modificar el resultado de la competencia inter-específica ocurrido en condiciones de temperatura más baja.

Predicciones asociadas

1. La ingesta de alimento y crecimiento de *P. canaliculata*, *P. maculata* y *P. megastoma* aumentará con un incremento en la temperatura ambiente.
2. En presencia de organismos potencialmente competidores de otras especies disminuirá el consumo de alimento de la o las especies subordinadas, y por ende su crecimiento. En condiciones de competencia inter-específica, existirán efectos negativos sobre ambas especies interactuantes o sobre la o las especies subordinadas competitivamente, con respecto al escenario estando solas.
3. En los escenarios de competencia inter-específica, la mayor temperatura intensificará la interacción asimétrica dada entre las especies que compiten por el alimento.

Metodología

Diseño experimental

El experimento fue realizado en el CURE – Maldonado en enero de 2014. Analizamos cinco tratamientos: “*P. canaliculata*”, “*P. maculata*”, “*P. megastoma*”, “*P. canaliculata* + *P. maculata*” y “*P. canaliculata* + *P. maculata* + *P. megastoma*”, repetidos a dos temperaturas del agua: control, promedio 25.1 °C y alta, promedio 28.4 °C. El diseño resultó en diez tratamientos replicados 7 veces.

Se colectaron puestas de huevos de *P. canaliculata* en Laguna del Diario, Maldonado (S 34°54'31"; O 55°00'46"), de *P. maculata* en Punta Gorda, Colonia (S 33°91'67"; O 58°41'67") y de *P. megastoma* en Conchillas, Colonia (S 34°18'14"; O 58°04'69"). Aunque los sitios de colecta fueron distintos, registros recientes evidencian que las tres especies coexisten en su rango nativo de distribución dentro del territorio uruguayo (Röhrdanz 2014).

Las puestas de huevos colectadas fueron mantenidas bajo las mismas condiciones de laboratorio hasta su eclosión (temperatura 23 ± 1.0 °C, fotoperíodo de 12 horas de luz: 12 horas de oscuridad). Todos los individuos, elegidos al azar para el experimento, nacieron en la misma fecha. Los neonatos de las tres especies fueron examinados bajo lupa binocular e identificados con distintos colores utilizando un marcador permanente sobre sus conchillas (Fig. 3). El experimento dio comienzo a los 15 días de la eclosión de los individuos.



Figura 3. Las tres especies del género *Pomacea* con sus respectivas marcas identificativas. De izquierda a derecha: *P. maculata*, *P. canaliculata* y *P. megastoma*.

Tres caracoles fueron añadidos a cada recipiente: tres de cada especie en los tratamientos “*P. canaliculata*”, “*P. maculata*” y “*P. megastoma*”, 1 ejemplar de *P. canaliculata* y 2 de *P. maculata* en el tratamiento “*P. canaliculata* + *P. maculata*”, y uno de cada especie en el tratamiento “*P. canaliculata* + *P. maculata* + *P. megastoma*” (Fig. 4A). La combinación faltante de especies, incluyendo únicamente a *P. maculata* y *P. megastoma*, no pudo ser realizada por el insuficiente número de individuos de *P. megastoma* eclosionados

Las unidades experimentales fueron recipientes plásticos de 100 ml conteniendo una mezcla de agua de la Laguna del Diario y agua de clorada, en igual proporción. Para alcanzar las temperaturas deseadas los contenedores fueron sumergidos en dos bandejas conteniendo agua

y calentadores eléctricos (Fig. 4B). La ubicación de las réplicas de cada tratamiento fue designada al azar en ambas bandejas.

El ítem alimenticio elegido para el experimento fue *Egeria densa* (familia Hydrocharitaceae), macrófita sumergida nativa muy abundante en los sistemas dulceacuícolas de Uruguay, colectada en la Laguna del Diario. Se cortaron tres hojas de *E. densa*, que fueron lavadas con abundante agua, pesadas y colocadas en cada recipiente (Fig. 4C). A modo de control en ambas temperaturas se agregaron unidades conteniendo únicamente hojas, para registrar cambios en la biomasa no relacionados al consumo (variación que no fue significativa para ninguna de las temperaturas, T -tests $p > 0.05$).

A)	Tratamiento	Identidad de ejemplares		
	<i>P. canaliculata</i>			
	<i>P. maculata</i>			
	<i>P. megastoma</i>			
	<i>P. canaliculata</i> + <i>P. maculata</i>			
	<i>P. canaliculata</i> + <i>P. maculata</i> + <i>P. megastoma</i>			

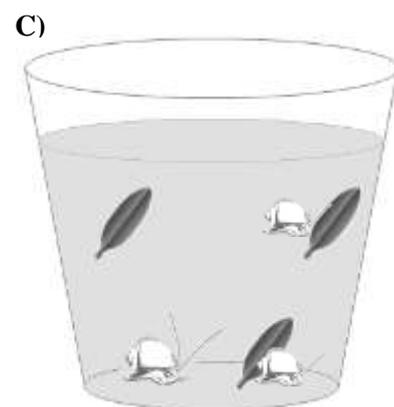


Figura 4. A) Descripción de las cinco combinaciones de tres caracoles de las especies del género *Pomacea* realizadas en cada tratamiento. Las cinco combinaciones fueron repetidas a temperatura control y alta, resultando en diez tratamientos repetidos siete veces B) Imagen de los recipientes experimentales (100 ml) dentro de bandejas con agua y calentadores eléctricos. C) Representación esquemática de un recipiente conteniendo tres caracoles de *Pomacea* y tres hojas de la macrófita *Egeria densa*.

Los caracoles fueron alimentados *ad libitum* con *E. densa* desde el día de su eclosión hasta 24 horas antes del comienzo del experimento. Asimismo, durante las 24 horas previas al inicio, los ejemplares fueron aclimatados a sus correspondientes temperaturas experimentales. Las unidades experimentales estuvieron expuestas a un fotoperíodo de 12 de horas de luz y 12 horas de oscuridad. El experimento se inició sin diferencias significativas en las tallas y pesos de los caracoles de cada especie entre las temperaturas, ni en el peso de las hojas de la macrófita (todos los *T*-test $p > 0.05$).

El experimento tuvo una duración de una semana. Cada día se controló la temperatura del agua dentro de los recipientes. La mitad del agua de cada unidad fue cambiada cada dos días, agregando agua de clorada hasta completar el volumen inicial. Al comienzo y final del experimento las hojas de las macrófitas fueron secadas, para remover el exceso de agua, y pesadas, y los caracoles se pesaron utilizando balanza digital (precisión 0.0001 g). Se calculó la ingesta diaria absoluta de alimento por tratamiento (mg d^{-1}) y la ingesta diaria relativa a la biomasa de cada tratamiento ($\text{mg } E. \text{ densa mg PF caracol}^{-1} \text{ d}^{-1}$) a ambas temperaturas.

La tasa de crecimiento relativa (TCR, $\text{g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) de los caracoles fue calculada como:

$$\text{TCR} = (X_f - X_i) / (X_i * \Delta t),$$

Donde: X_f es el peso fresco en el tiempo final (g) de cada individuo, X_i el peso fresco en el tiempo inicial (g) y Δt el intervalo de tiempo en días.

Análisis de datos

Se evaluó el efecto de la presencia de otras especies del género (3 niveles en *P. canaliculata* y *P. maculata*; 2 niveles en *P. megastoma*) y de la temperatura (control y alta) sobre la tasa de crecimiento relativa de las tres especies de *Pomacea* aplicando un ANOVA de dos vías (factores: especies y temperatura).

Un nivel de $\alpha = 5\%$ fue utilizado para determinar significancia estadística. Cuando hubo diferencias significativas se aplicó el test *a posteriori* de Tukey. Previo a los análisis, los datos fueron analizados para el supuesto de normalidad, a través de los tests de Kolmogorov–Smirnov & Lilliefors y de Shapiro-Wilk. Asimismo se analizó la homogeneidad de varianzas

de los datos utilizando el test de Levene. Cuando no se cumplió el supuesto correspondiente, se realizó una transformación de los datos ($\log(x)$ o \sqrt{x}).

Como los caracoles no fueron identificados a nivel individual, en los tratamientos que incluyeron más de un ejemplar de una especie en particular, se consideraron los promedios de los cambios a nivel colectivo ($N = 3$) para calcular la media de cada tratamiento. Los análisis estadísticos se realizaron en el programa Statistica, versión 8.0 (StatSoft, Inc. 2007).

3. Rol de la temperatura y la distribución espacial de la macrófita *Hydrilla verticillata* sobre el crecimiento de juveniles de *Pomacea canaliculata*

Objetivos específicos

1. Determinar experimentalmente el efecto de la temperatura ambiente sobre el crecimiento de juveniles de *P. canaliculata*.
2. Analizar el efecto de la distribución espacial del alimento (*Hydrilla verticillata*, en adelante Hydrilla) sobre el crecimiento de *P. canaliculata*.
3. Evaluar la interacción entre cambios en la temperatura ambiente y la disposición espacial del alimento sobre el crecimiento de *P. canaliculata*.
4. Analizar los efectos del consumo por parte de *P. canaliculata* sobre el crecimiento de la biomasa total de Hydrilla y el desarrollo de sus fragmentos, brotes y raíces, bajo distintos escenarios de temperatura y arreglo espacial de los fragmentos.

Hipótesis

1. A mayor temperatura se incrementa el consumo de alimento de *P. canaliculata* debido a mayores requerimientos energéticos, y por tanto habrá un mayor crecimiento.
2. La heterogeneidad estructural en el espacio genera interferencia mecánica y afecta el tiempo empleado en la búsqueda del alimento. Una mayor heterogeneidad disminuye el tiempo efectivamente dedicado a la alimentación por parte de los individuos, y por lo tanto, promueve una disminución en el crecimiento.

3. La mayor temperatura aumenta la velocidad de dispersión de los caracoles, pudiendo disminuir el tiempo de búsqueda del alimento y por lo tanto aumentando el tiempo dedicado a la alimentación. Este efecto puede contrarrestar las limitaciones físicas impuestas por el hábitat.
4. *Pomacea canaliculata* es una especie herbívora generalista con altas tasas de consumo de macrófitas, pudiendo afectar muy negativamente el desarrollo de las mismas.

Predicciones asociadas

1. La tasa de crecimiento de *P. canaliculata* será mayor a temperatura ambiente más alta.
2. La mayor heterogeneidad estructural disminuirá el consumo de alimento por parte de *P. canaliculata*, y por ende su crecimiento.
3. La mayor temperatura disminuirá el tiempo de búsqueda de alimento, aumentándose como consecuencia el tiempo dedicado al consumo. En contextos de heterogeneidad espacial contrastante, a alta temperatura se disminuirá la diferencia en el crecimiento de *P. canaliculata* entre el arreglo disperso y agrupado de la macrófita.
4. El consumo por parte de *Pomacea* disminuirá el crecimiento de *Hydrilla* así como la biomasa de los fragmentos principales y la biomasa y número de sus estructuras anexas, efecto que prevalecerá sobre los posibles efectos positivos generados por la mayor temperatura y la disposición espacial de los fragmentos.

Metodología

Diseño experimental

El experimento fue realizado en instalaciones de la Universidad Estadual de Maringá (UEM), Brasil, en agosto de 2014. Se realizó un experimento totalmente factorial de mesocosmos (56 acuarios de 40 l (25.0 x 35.0 x 46.0 cm)), en el cual se analizaron los efectos de la temperatura (baja considerada como control, y alta), *P. canaliculata* (presencia y ausencia de herbivoría) y dos disposiciones espaciales de *H. verticillata* (fragmentos esparcidos y agregados) sobre distintos aspectos del crecimiento tanto del caracol como de la macrófita. El diseño resultó en ocho tratamientos replicados siete veces (Fig. 5).

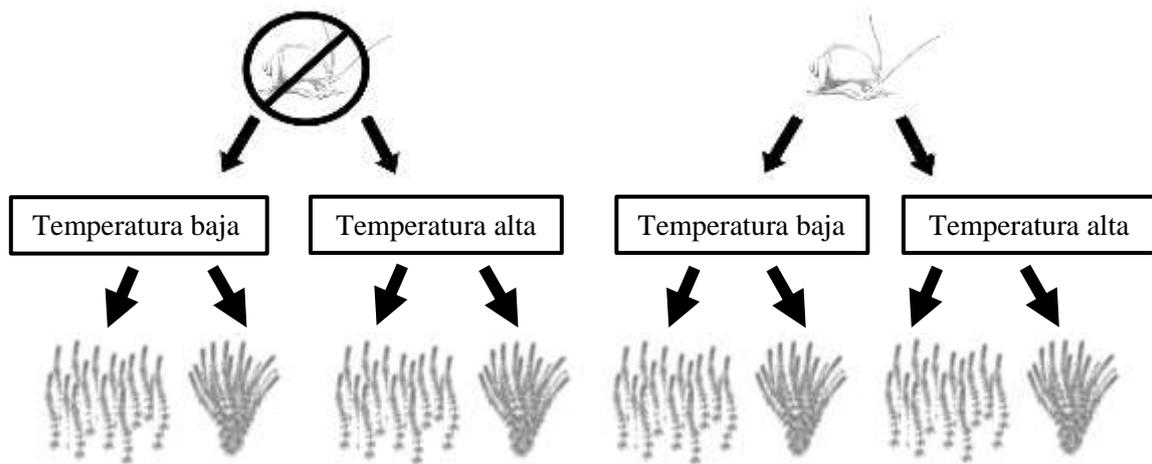


Figura 5. Dibujo esquemático del diseño experimental enfatizando la combinación de los tratamientos de presencia/ausencia de *P. canaliculata* con las diferentes temperatura (baja y alta) y disposiciones de la macrófita (esparcida y agrupada). Cada combinación de tratamientos se repitió siete veces.

El tratamiento de temperatura menor (control, promedio 21.2 °C) se realizó dentro de un invernadero que estabilizó las fluctuaciones térmicas, cerrado con plástico transparente, mientras que el de alta temperatura (promedio 23.7 °C) fue realizado al aire libre. Para simular condiciones reales de los sistemas acuáticos, la temperatura osciló diariamente con las condiciones meteorológicas naturales.

Los caracoles y macrófitas fueron colectados del Río Paraná (S 22°45'; O 53°15') y mantenidos en tanques oxigenados. Los dos caracoles incluidos por acuario fueron juveniles y tuvieron dos tamaños distintos debido a la disponibilidad de ejemplares y la búsqueda de maximizar la similitud entre las unidades experimentales. Los mismos tuvieron un peso fresco promedio de 2.1 ± 0.4 g y 0.9 ± 0.1 g y una altura de la conchilla de 18.9 ± 1.3 mm y 13.9 ± 1.0 mm. Para evitar o disminuir interferencias entre los individuos, tanto el volumen de agua dentro de los acuarios como la cantidad de alimento fueron brindados en exceso, en relación a la biomasa de los caracoles.

Se colocaron fragmentos apicales de la macrófita sumergida invasora *H. verticillata* (familia Hydrocharitaceae) en los acuarios. Las macrófitas fueron previamente lavadas cuidadosamente, se le removieron todos los brotes y raíces, y luego cortadas en fragmentos de 20 cm. Los fragmentos se secaron para remover el exceso de agua y se obtuvo el peso fresco de cada uno de ellos. Luego se colocaron 15 fragmentos por acuario en dos disposiciones espaciales distintas: juntos dentro del acuario (tratamiento agrupado), y al azar, esparcidos por

el acuario (tratamiento esparcido) (Fig. 6). En ambos tratamientos los fragmentos se ataron a una pequeña pieza de metal para mantenerlos en el fondo de los acuarios. El experimento se inició sin diferencias significativas en el peso de los caracoles y de las plantas entre los distintos niveles de los factores temperatura, herbivoría y disposición de la macrófita (todos los T -test $p > 0.05$).

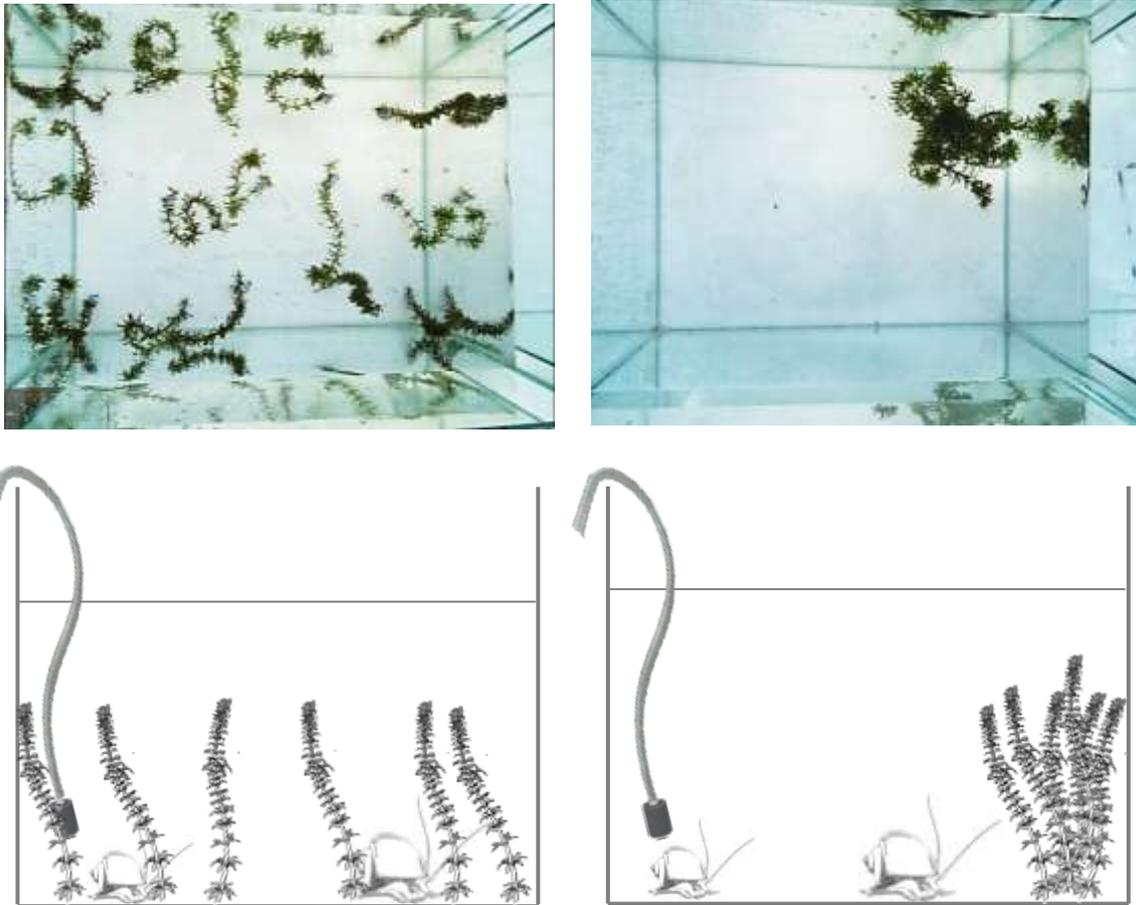


Figura 6. Imágenes y figuras ilustrativas de ambas disposiciones espaciales de la macrófita junto con los dos ejemplares de *P. canaliculata* en los acuarios (25.0 x 35.0 x 46.0 cm): izquierda tratamiento esparcido, derecha tratamiento agrupado.

La radiación solar alcanzando los acuarios fue igualada en ambos sitios utilizando una malla sombra fina colocada sobre los mismos. La concentración de oxígeno (% y mg l^{-1}), conductividad, pH, radiación y temperatura del agua de los acuarios fueron medidos cada día a las 6 am y 3 pm, momentos de mínima y máxima incidencia de radiación solar en Maringá para esa época del año, respectivamente.

Al final del período experimental (16 días), los caracoles se midieron y pesaron, y se calculó su tasa de crecimiento relativa. Los fragmentos principales de las macrófitas, y los brotes y raíces recientemente formados fueron pesados por separado, repitiendo el mismo procedimiento del inicio del experimento. Se obtuvo los valores de peso seco de las distintas estructuras de *Hydrilla* mediante secado en un horno a 60 °C por 10 días. Se calculó la tasa de crecimiento de las macrófitas (biomasa total), y la biomasa y número de brotes y raíces generados.

Análisis de datos

Un ANOVA de dos vías fue aplicado para analizar el efecto de la temperatura (2 niveles: alta y baja) y del arreglo espacial de las macrófitas (2 niveles: esparcida y agrupada) sobre la tasa de crecimiento de los ejemplares de *P. canaliculata*. Para analizar el efecto de la herbivoría sobre la tasa de crecimiento de *H. verticillata* se realizó un ANOVA de tres vías cuyos factores fueron herbivoría: presencia o ausencia, temperatura: alta o baja y arreglo espacial: esparcida o agregada.

Un nivel de $\alpha = 5\%$ fue utilizado para determinar la significancia estadística. Cuando hubo diferencias significativas se aplicó el test *a posteriori* de Tukey. Previo a los análisis, los datos fueron analizados para el supuesto de normalidad, a través de los tests de Kolmogorov–Smirnov & Lilliefors y de Shapiro-Wilk. Asimismo se verificó la homogeneidad de varianzas de los datos utilizando el test de Levene. Cuando no se cumplió el supuesto correspondiente, se realizó una transformación de los datos ($\log(x)$ o \sqrt{x}).

Los análisis estadísticos se realizaron en el programa Statistica, versión 8.0 (StatSoft, Inc. 2007).

4. Rol de eventos extremos de sequía sobre la resistencia y resiliencia de *Pomacea canaliculata*

Objetivos específicos

1. Determinar experimentalmente la resistencia de *P. canaliculata* frente a un escenario simulado de desecación, evaluando la importancia relativa de características como sexo y tamaño de los individuos.
2. Evaluar la potencial resiliencia poblacional por parte de *P. canaliculata* luego de sobrevivir a la desecación del hábitat.

Hipótesis

1. Por poseer opérculo, enterrarse y tener la capacidad de estivar (rasgos que previenen la pérdida de agua), *P. canaliculata* es resistente frente a la desecación del ambiente.
2. *Pomacea* posee una alta tasa de fecundidad que permite que a partir de pocos ejemplares exista una recuperación poblacional rápida, luego de eventos que reducen el número de individuos.

Predicciones asociadas

1. *P. canaliculata* tendrá altas tasas de supervivencia frente a la desecación, con posibles diferencias según características de los individuos como sexo (mayor supervivencia de las hembras) y tamaño corporal (mayor supervivencia en individuos de mayor tamaño).
2. Los caracoles sobrevivientes serán capaces de volver a la actividad y reproducirse, pudiendo dejar descendencia de manera exitosa luego del evento extremo de desecación simulado.

Metodología

Diseño experimental: Desecación

Se colectaron ejemplares de *P. canaliculata* de cuatro poblaciones de Uruguay, incluyendo dos lagunas cerca de Maldonado, Laguna del Diario y Laguna del Sauce, y dos estanques dentro de parques urbanos, Parque Rodó en Montevideo y Parque Rodó en San José de Mayo (Tabla 1). Se colectaron caracoles de diversos tamaños de todos los sitios, dentro de un rango desde 1.2 a 43.2 g de peso fresco. Luego de colectados, los caracoles fueron envueltos en

toallas de papel y almacenados en bolsas plásticas por 40 horas, para remover el exceso de fluido de la conchilla y el cuerpo de los caracoles, y permitir que expulsaran el contenido del tubo digestivo.

Asimismo, este tratamiento generó las condiciones secas que inducen la estivación (Thiengo S. C., comunicación personal). Esta aclimatación pre-experimento, a su vez, permitió detectar caracoles moribundos, reduciendo la probabilidad de incluir individuos ya dañados o cercanos a morir debido al proceso de colecta y transporte.

Tabla 1. Composición de las poblaciones experimentales, incluyendo número de individuos totales y pertenecientes a las categorías machos, hembras e inmaduros, según identificación visual.

Sitio	Coordenadas	Total	Machos	Hembras	Inmaduros
Laguna del Diario	S 34° 54.316' O 55°00.466'	28	9	19	0
Laguna del Sauce	S 34° 50.144' O 55° 09.240'	24	10	14	0
Parque Rodó San José	S 34° 19.868' O 56° 43.702'	56	8	24	24
Parque Rodó Montevideo	S 34° 54.811' O 56° 10.220'	48	29	19	0
Total		156	56	76	24

Luego de inducida la estivación, los caracoles (N = 156) se enterraron en arena colectada de una playa local, la cual fue cuidadosamente inspeccionada a fin de remover desechos y organismos.

Se usaron seis cajas de plástico (40.0 x 60.0 x 16.0 cm), envueltas con plástico para evitar la humedad y el ingreso de invertebrados desde la base, y sobre las que se colocó una malla plástica fina para permitir el flujo de aire, evitar el ingreso de insectos y eliminar la posible depredación por parte de aves y mamíferos. Entre 20 y 30 caracoles se enterraron en cada caja, según el tamaño relativo de los mismos.

El experimento fue realizado al aire libre para permitir una exposición a las condiciones atmosféricas naturales (*i.e.* temperatura, humedad, fotoperíodo). Igualmente, se colocó una lona sobre las cajas para prevenir que la lluvia mojara la arena y prematuramente terminara la

estivación de los individuos. Se registraron niveles comparables de temperatura y humedad relativa dentro de la arena y en el aire inmediatamente fuera de las cajas (chequeado con un termohigrómetro HI 93640). La temperatura varió entre 15.0 y 29.3 °C en la arena, y entre 15.2 y 28.1 °C en el aire. La humedad relativa en la arena osciló entre 44.9% y 100.6%, y entre 34.2% y 98.7% en el aire.

Antes de su enterramiento en arena, se midió el ancho del opérculo, la altura de la concha y la biomasa fresca de cada caracol, y se determinó el sexo. Dicha identificación estuvo basada en la morfología del opérculo y la existencia de una glándula visible de albumina para identificar a las hembras maduras o la localización de testículos para detectar machos maduros. En ciertas ocasiones, para los caracoles de menor tamaño (típicamente de ancho de opérculo < 20 mm) este método falló en identificar el sexo, por lo que luego de la muerte se removió el cuerpo de la concha y se realizó una examinación más en detalle de su anatomía. Cuando las gónadas aún inmaduras hicieron imposible la determinación del sexo, se designó a estos caracoles dentro de una tercer categoría de “inmaduros”. Se señaló la ubicación de cada ejemplar en la arena.

La fase de desecación del experimento tuvo una duración de 47 días. Todos los días se chequeó cada caracol, verificando la presencia de indicios de muerte, como ser: acumulación de fluidos en la arena cercana al caracol, olor característico de muerte, o imposibilidad del caracol de resistir la apertura del opérculo con una pinza. Los caracoles muertos fueron removidos durante los chequeos diarios y el día de muerte registrado.

Diseño experimental: Reanimación

Para evaluar la habilidad de los caracoles de retomar la actividad normal luego de un evento de sequía, se examinó la recuperación de los sobrevivientes poniéndolos de nuevo en agua. En el día 48, momento en el cual el porcentaje de sobrevivientes llegó a un valor menor al 40% y aún se contaba con un número robusto de individuos vivos para las siguientes fases del experimento, se removieron los caracoles de la arena, fueron lavados con agua y colocados en acuarios individuales (20.0 x 9.5 x 15.5 cm) con aproximadamente 2.5 L de agua declorada (Fig. 7).



Figura 7. Ejemplares de *P. canaliculata* sobrevivientes a la etapa de desecación en acuarios individuales (20.0 x 9.5 x 15.5 cm) durante las 24 hs de observación de actividades comportamentales.

Se realizaron observaciones de diferentes comportamientos estereotipados para los caracoles manzana, según el trabajo realizado por Giraud-Billoud *et al.* (2011). Los mismos se registraron a los 5, 15, 30, 60 and 90 minutos luego de la re-inmersión, momento en el cual se agregó lechuga *ad libitum* a las peceras, y luego después de 2, 3, 5, 9, 18, 20 y 24 horas. Se observaron y registraron los eventos comportamentales que incluyeron: opérculo sellado, apertura del opérculo, extrusión del primer tentáculo, despliegue del pie, fijación o arrastre por el fondo o paredes acuario y alimentación (Fig. 8).

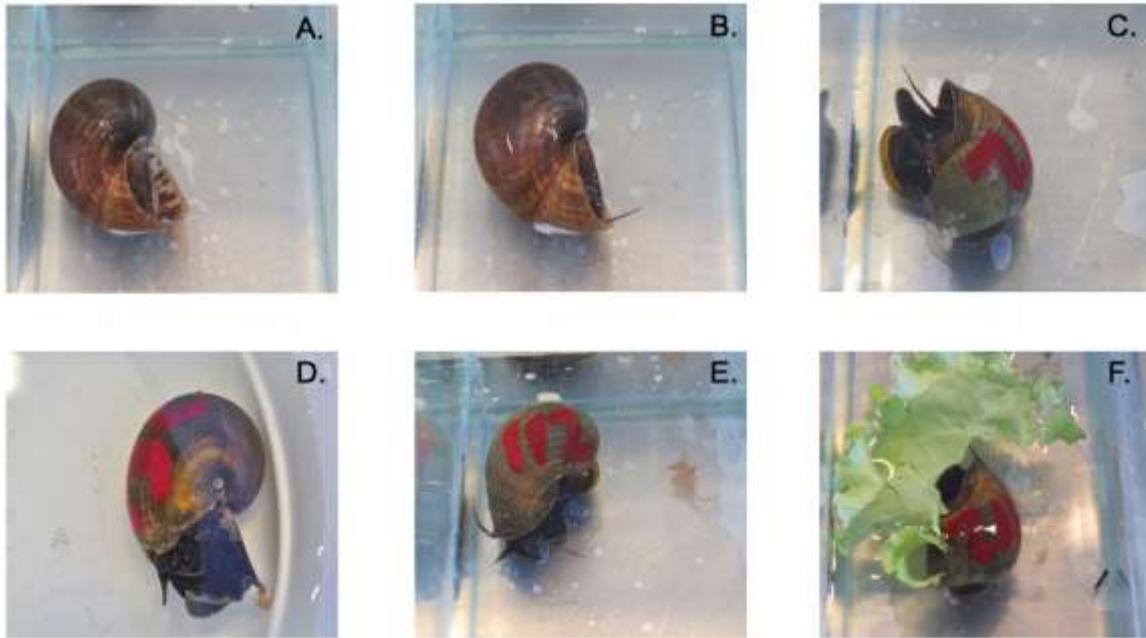


Figura 8. Eventos comportamentales observados durante el período de reanimación: opérculo sellado (A), apertura del opérculo (B), extrusión del primer tentáculo (C), despliegue del pie (D), fijación o arrastre por el acuario (E) y alimentación (F), según descripciones en Giraud-Billoud *et al.* (2011).

Luego de que los caracoles estuvieron 24 horas en agua y se realizaron las observaciones periódicas y registro de los comportamientos, se agruparon por sitio de origen y se reubicaron en cuatro acuarios de mayor tamaño (35.0 x 25.0 x 50.0 cm) con aproximadamente 30 L de agua de clorada (Fig. 9). Se realizaron observaciones cada ocho horas por cuatro días para registrar eventos de apareamiento. Los eventos de ovoposición fueron monitoreados por tres semanas luego de la re-inmersión.



Figura 9. Ejemplares de *P. canaliculata* agrupados por sitio de origen en acuarios (35.0 x 25.0 x 50.0 cm). Los cuatro sitios son: Laguna del Diario (LD), Laguna del Sauce (LS), Parque Rodó en Montevideo (PRM) y Parque Rodó en San José de Mayo (PRSJ).

Análisis estadístico

Para determinar cómo el sexo de los individuos y el desarrollo reproductivo influyó su supervivencia, se dividió a la población experimental en cinco categorías basadas en la evaluación de su desarrollo sexual. Los individuos maduros reproductivamente fueron clasificados como “machos” o “hembras”, y también considerados en una categoría combinada como “adultos”. Los caracoles aún no maduros sexualmente fueron categorizados como “inmaduros”. Una quinta categoría, denominada “total”, consistió en todos los 156 individuos juntos.

Se utilizaron dos variables dependientes diferentes para analizar la resistencia a la desecación: días de supervivencia para cada individuo y proporción de sobrevivientes dentro de cada categoría durante el período experimental. A los ejemplares que sobrevivieron la totalidad de los 47 días que duró el período de desecación y demostraron actividad durante los análisis de reanimación, se les asignó un tiempo de supervivencia de 48 días.

Para analizar la supervivencia dentro de los grupos se consideró la tasa de mortalidad en vez de los días de supervivencia. Para cada día de desecación se rastreó el número total de muertes dentro de cada categoría y se usó dicho valor para calcular un porcentaje de supervivencia diario. Se usaron tests de Kruskal-Wallis (KW) seguidos de test de Dunn para realizar comparaciones por pares a fin de evaluar las diferencias de tamaño entre las categorías de desarrollo reproductivo. El uso de ANCOVAs permitió analizar los posibles efectos del tamaño relacionados a cada categoría de desarrollo reproductivo, incluyendo el ancho del opérculo y biomasa como co-variables, sobre la variable dependiente días de supervivencia.

Utilizando regresiones lineales, se analizó la relación entre el porcentaje de supervivencia y el tiempo para evaluar variaciones en las tasas de mortalidad entre las categorías. De dichas regresiones se extrapolaron los tiempos a los cuales el 50% y 90% de un grupo moriría por desecación (LT_{50} y LT_{90} , respectivamente). El test de bondad de ajuste Chi-cuadrado se usó para analizar las diferencias entre los tiempos LT_{50} y LT_{90} de cada categoría. Asimismo, se compararon los tiempos LT_{50} y LT_{90} para la población total con valores equivalentes previamente observados en gastrópodos operculados. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS (22.0).

RESULTADOS

1. Rol del tamaño corporal y la temperatura sobre el consumo de alimento y crecimiento de *Pomacea canaliculata*

El aumento de la temperatura promovió efectos positivos y significativos sobre la tasa de crecimiento y de ingesta de los caracoles. Este efecto se observó particularmente en los ejemplares pequeños y medianos. De acuerdo a la hipótesis planteada, las tasas de crecimiento relativas fueron mayores en los individuos de menor tamaño.

Tanto la temperatura del agua como el tamaño de los individuos afectaron significativamente, aunque con sentido inverso, la tasa de crecimiento relativa de los caracoles (ANOVA; $F_{1,30} = 13.81$; $p < 0.001$ y $F_{1,30} = 23.22$; $P < 0.001$, para temperatura (efecto positivo) y tamaño (efecto negativo), respectivamente). Asimismo, existió una interacción significativa entre ambos factores (ANOVA; $F_{1,30} = 4.46$; $p < 0.05$). La tasa de crecimiento fue significativamente mayor para los caracoles pequeños y medianos a mayor temperatura (Tukey, $p < 0.05$), mientras que los grandes no mostraron diferencias entre temperaturas (Tukey, $p > 0.05$), siendo su tasa de crecimiento cercana a cero (Fig. 10).

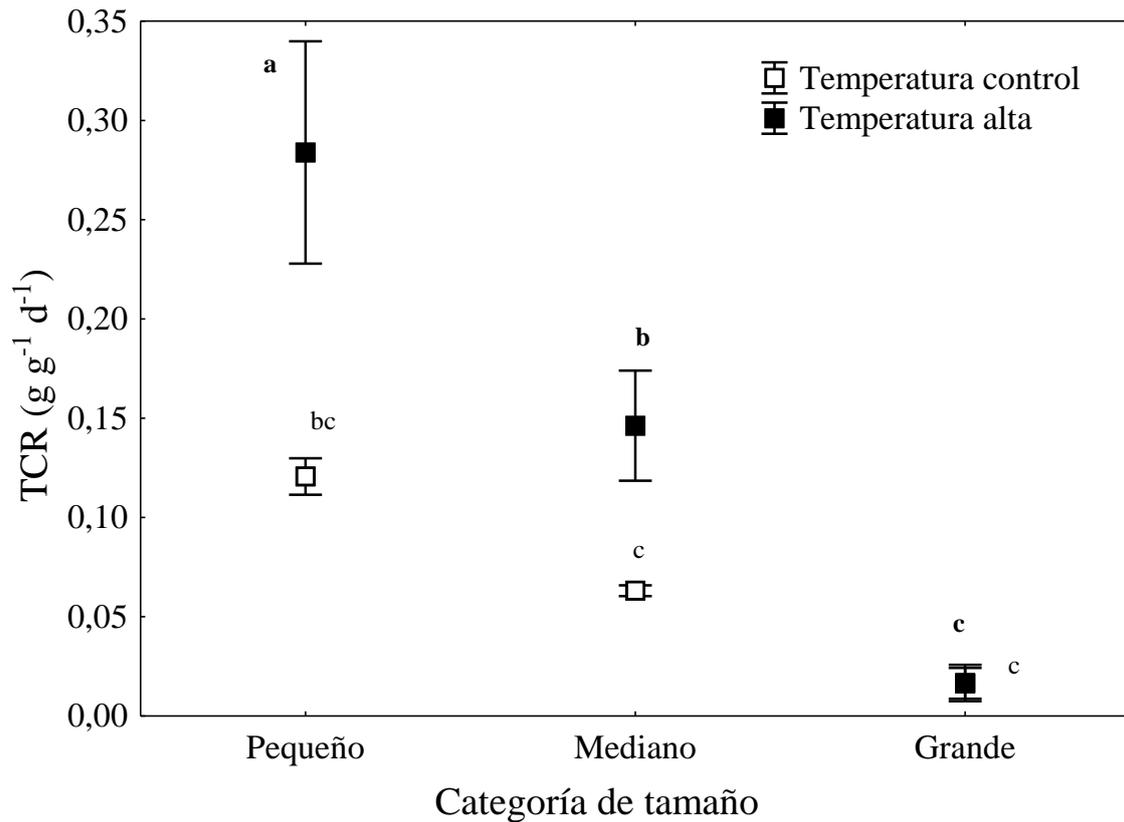


Figura 10. Tasa de crecimiento relativa ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de las tres categorías de tamaños de *P. canaliculata* sometidos a temperatura control (blanco) y alta (negro). Se muestran los valores medios con sus respectivos errores estándar ($N = 6$). Las letras indican diferencias significativas en el test de Tukey (temperatura baja: letras normales, temperatura alta: letras en negrita).

En ambas temperaturas, la tasa de crecimiento relativa disminuyó a medida que el tamaño inicial de los individuos aumentó. Luego de analizar varios modelos se comprobó que el exponencial negativo fue el que mejor ajustó a los datos, tanto para la temperatura control ($R^2 = 87.7$; $p < 0.01$) como para la alta ($R^2 = 66.6$; $p > 0.05$). La curva a temperatura alta estuvo desplazada hacia arriba para las biomazas iniciales menores y tuvo pendiente más pronunciada, con respecto a la temperatura control (Fig. 11A), demostrando que cuanto menor fue la biomasa inicial, mayor fue la diferencia entre la tasa de crecimiento relativa de los caracoles sometidos a temperatura control y alta.

Al logaritmizar las variables se obtuvo un $R^2 = 87.4$ ($p < 0.001$) para temperatura control y $R^2 = 69.5$ ($p < 0.05$) para temperatura alta. Las tasas de disminución fueron distintas a baja y alta temperatura ($p < 0.05$ para las pendientes) y para los interceptos ($p < 0.01$), lo que evidencia diferencias estadísticamente significativas entre ambos tratamientos (Fig. 11B).

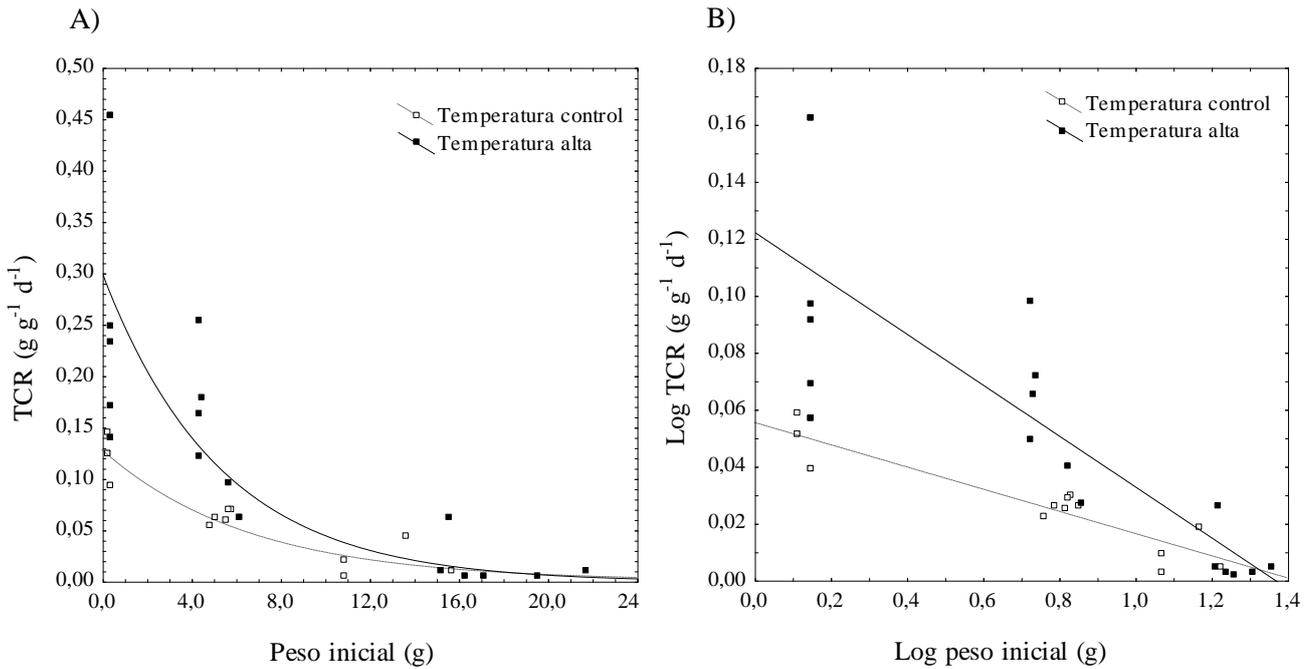


Figura 11. A) Tasa de crecimiento relativa ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) en función del peso fresco inicial (g) de *P. canaliculata* en escenarios de temperatura control (blanco, línea punteada) y temperatura alta (negro, línea continua). Las curvas fueron generadas utilizando el modelo exponencial negativo, el cual obtuvo el mejor ajuste. B) Tasa de crecimiento relativa (Log, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) en función del peso fresco inicial (Log, g) de *P. canaliculata* en escenarios de temperatura control (blanco, línea punteada) y temperatura alta (negro, línea continua). N total = 18 para cada regresión.

La tasa de ingesta específica de los caracoles (TIE, d^{-1}) también fue significativamente afectada de manera positiva por la temperatura (ANOVA; $F_{1,30} = 21.79$; $p < 0.001$) y negativamente por el tamaño de los individuos (ANOVA; $F_{1,30} = 17.28$; $p < 0.001$), mientras que la interacción entre ambos factores no fue significativa.

La tasa fue significativamente mayor a alta temperatura para los caracoles pequeños (test de Tukey; $p < 0.001$), mientras que para los medianos y grandes la diferencia no fue significativa (test de Tukey; $p > 0.05$), aunque fue observada la misma tendencia (Fig. 12).

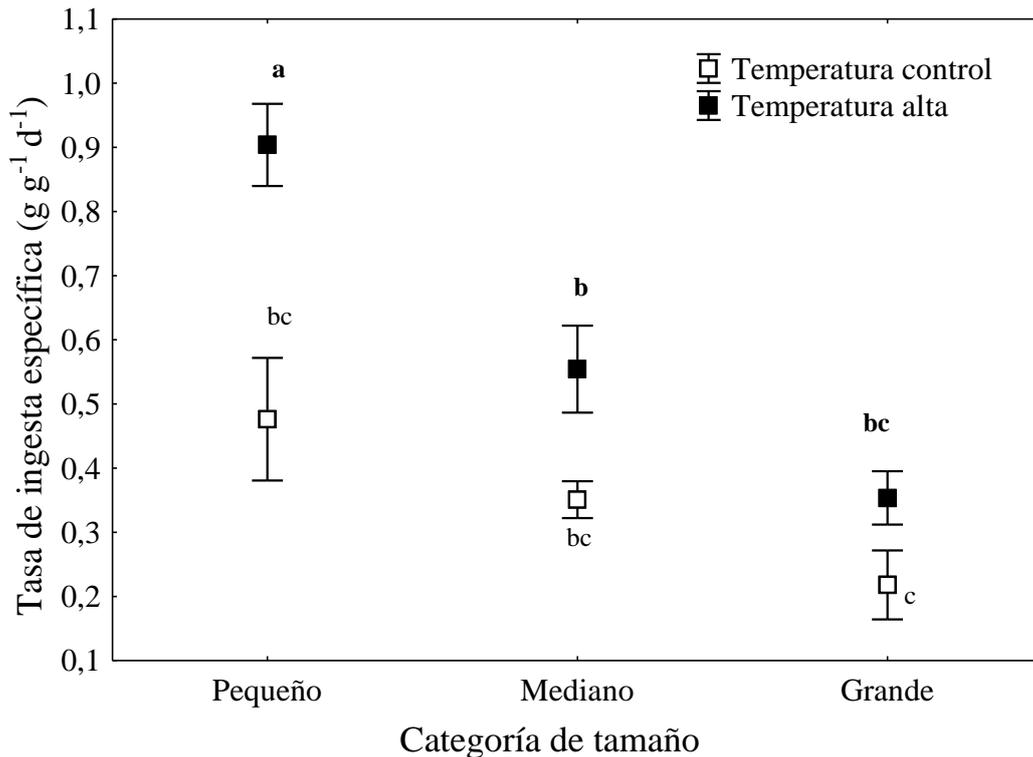


Figura 12. Tasa de ingesta específica ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de las tres categorías de *P. canaliculata* para temperatura control (blanco) y alta (negro). Se muestran los valores medios con sus respectivos errores estándar ($N = 6$). Las letras indican diferencias significativas en el test de Tukey (temperatura baja: letras normales, temperatura alta: letras en negrita).

Para el rango de biomazas iniciales menores e intermedias, la tasa de ingesta fue mayor a alta temperatura (Fig. 13A; 13B). Para los caracoles a temperatura control, el mejor ajuste lo tuvo el modelo exponencial negativo, aunque la relación no fue significativa ($R^2 = 35.1$; $p > 0.05$). Para temperatura alta, el modelo con mejor ajuste fue el logarítmico, el cual tuvo un R^2 alto, pero tampoco significativo ($R^2 = 77.0$; $p > 0.05$).

Se logaritizaron las variables a fin de generar modelos lineales comparables (a temperatura control $R^2 = 33.1$ ($p < 0.01$), a alta temperatura $R^2 = 76.5$ ($p < 0.0001$)) (Fig. 13C, 13D). Dado que el p tanto para las pendientes como para los interceptos fue significativo ($p < 0.05$ y $p < 0.01$, respectivamente) los modelos fueron estadísticamente distintos entre ambas temperaturas.

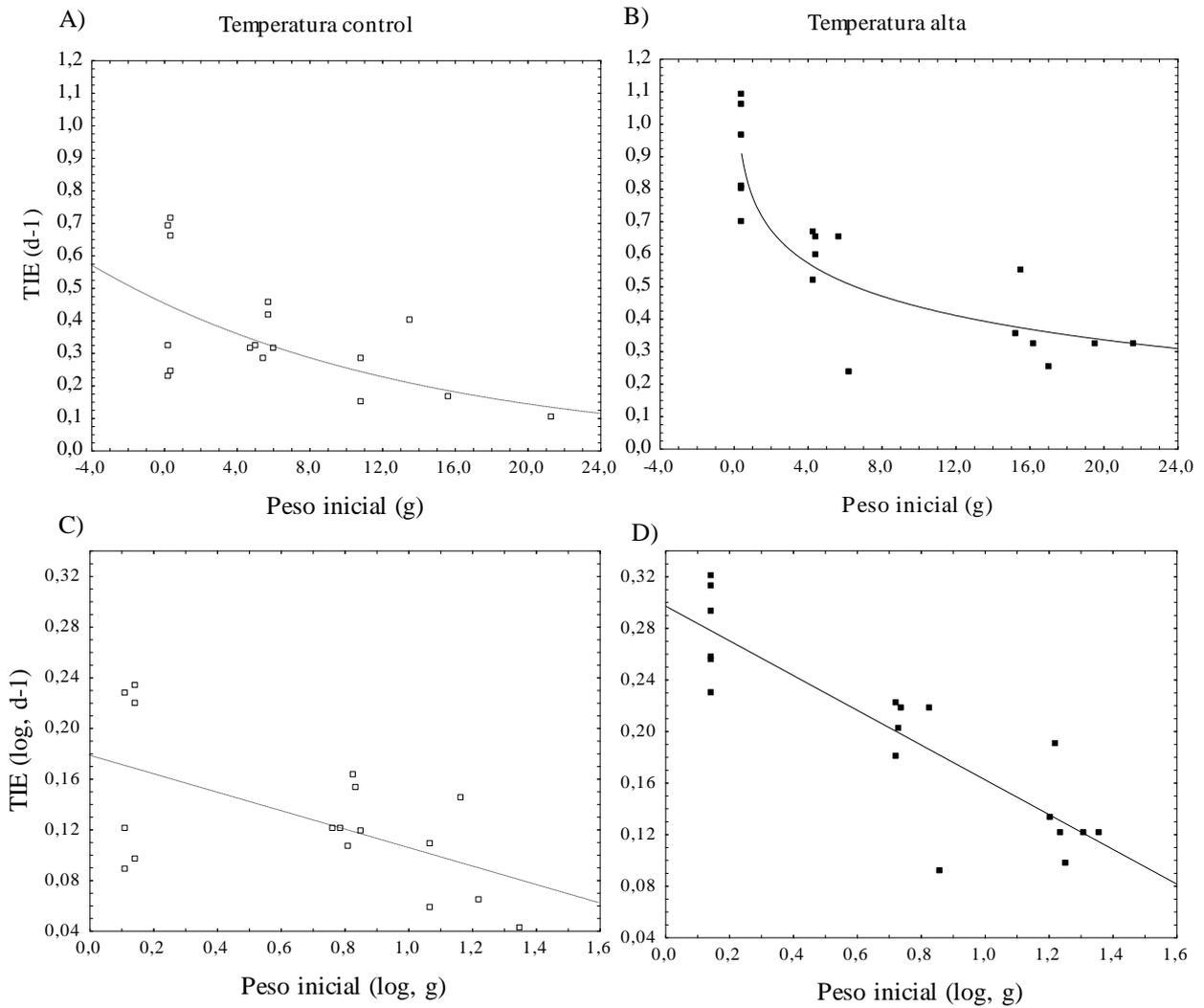


Figura 13. Tasa de ingesta específica (TIE, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) vs. peso fresco inicial (g) de *P. canaliculata* para temperatura control (A) y temperatura alta (B). Las curvas fueron generadas utilizando el modelo que obtuvo el mejor ajuste. Tasa de ingesta específica (Log, d^{-1}) en función del peso fresco inicial (Log, g) de *P. canaliculata* en escenarios de temperatura control (C) y temperatura alta (D). $N = 18$ para cada regresión.

La temperatura tuvo un efecto marginalmente significativo sobre la eficiencia en el crecimiento de los caracoles (ANOVA; $F_{1,30} = 3.86$; $p = 0.05$), mientras que el tamaño corporal afectó la eficiencia de manera altamente significativa ($F_{1,30} = 24.63$; $p < 0.001$). Por su parte, la interacción entre ambos factores no fue significativa ($F_{1,30} = 2.15$; $p > 0.05$).

El crecimiento de los individuos pequeños mostró una tendencia a ser menos eficiente a temperatura alta (test de Tukey, $p = 0.08$), mientras que la eficiencia de los medianos y

grandes no varió estadísticamente entre ambas temperaturas (test de Tukey, $p > 0.05$) (Fig. 14).

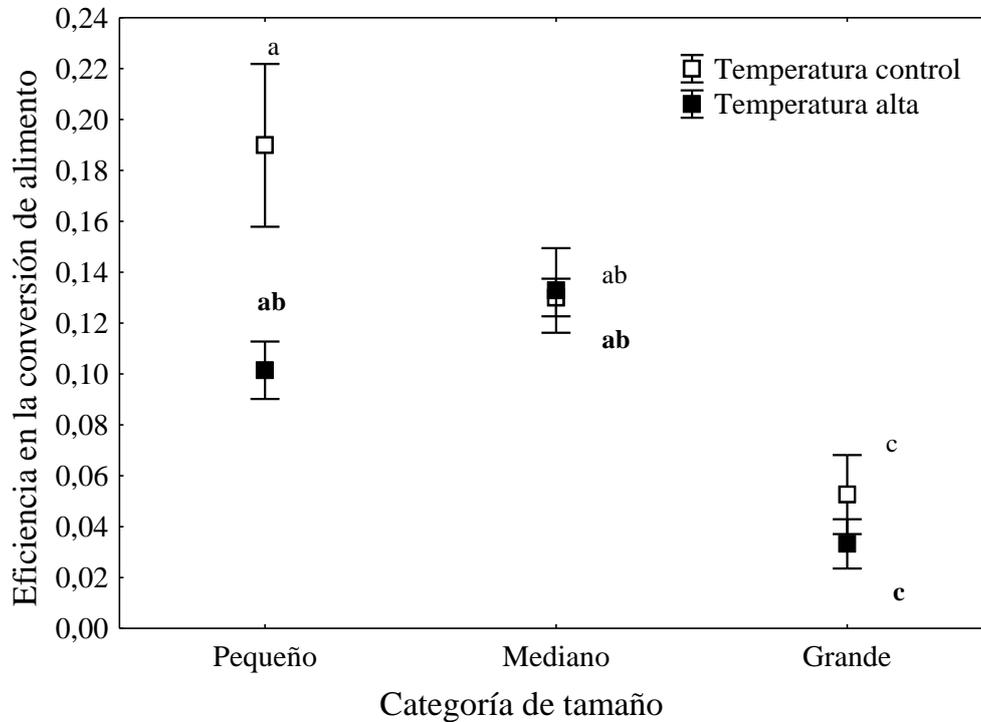


Figura 14. Eficiencia en el crecimiento (g g^{-1}) de las tres categorías de *P. canaliculata* para temperatura control (blanco) y alta (negro). Se muestran los valores medios con sus respectivos errores estándar ($N = 6$). Las letras indican diferencias significativas en el test de Tukey (temperatura baja: letras normales, temperatura alta: letras en negrita).

Para el caso de la eficiencia en el crecimiento y su relación con la biomasa inicial, el modelo que mejor ajustó a temperatura control fue el exponencial ($R^2 = 59.7$; $p < 0.05$). En cambio, para la temperatura alta el modelo con mejor ajuste fue el lineal ($R^2 = 47.3$; $p < 0.05$) (Fig. 15A y 15B). Se evidenció una mayor eficiencia en la conversión del alimento en biomasa a menor temperatura. Al aplicar la transformación 'log-log' a los datos y realizar las regresiones lineales entre las variables se obtuvo un $R^2 = 58.5$ ($p < 0.001$) para temperatura control y $R^2 = 27.1$ para temperatura alta ($p < 0.05$) (Fig. 15C y 15D) (pendientes $p > 0.05$, interceptos $p < 0.05$). Las tasas de decrecimiento de la eficiencia con respecto a la biomasa inicial de ambas temperatura tuvieron pendientes iguales, pero con interceptos estadísticamente diferentes.

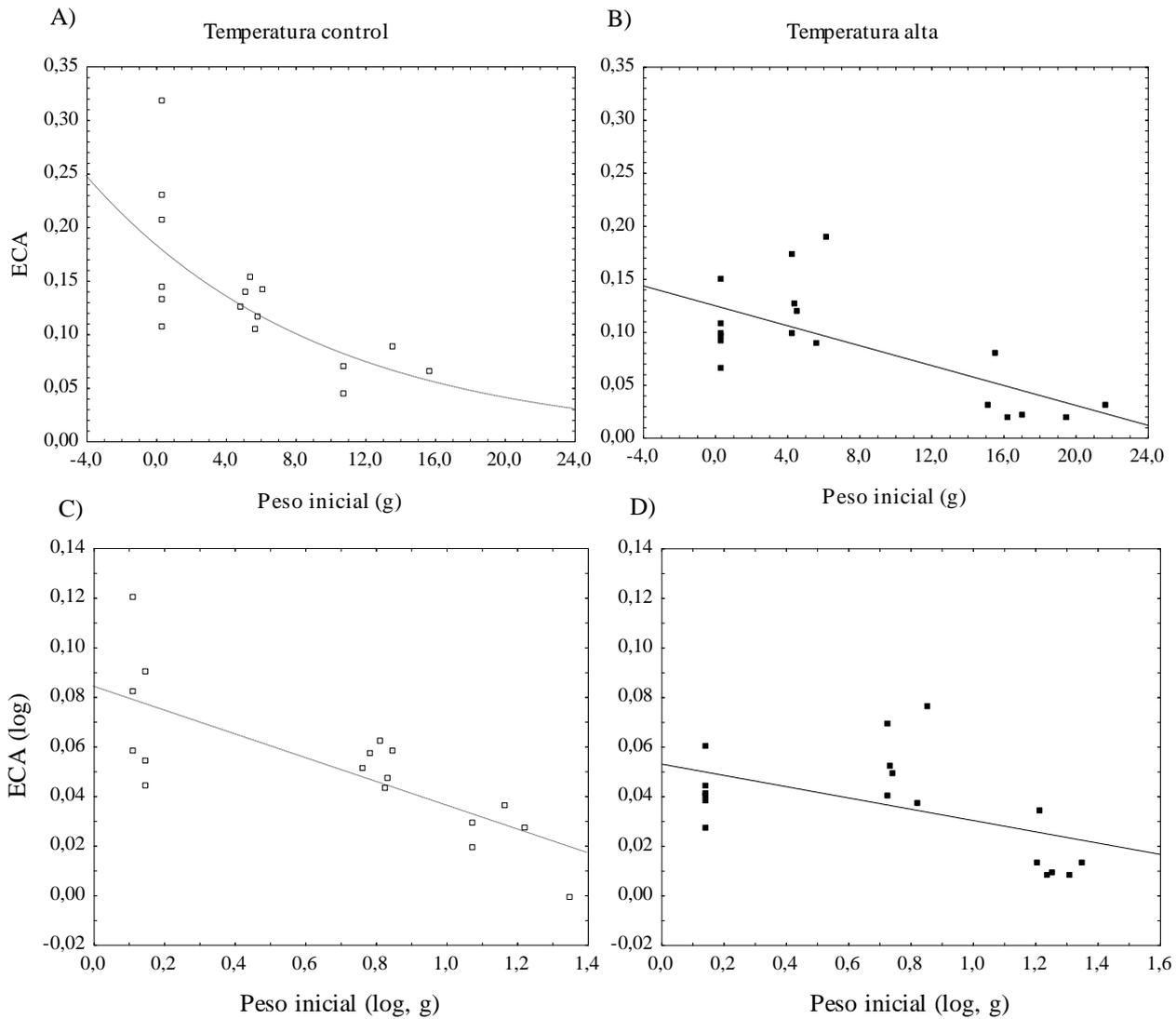


Figura 15. Eficiencia en la conversión del alimento (ECA, g g^{-1}) vs. peso fresco inicial (g) de *P. canaliculata* para temperatura control (A) y temperatura alta (B). Las curvas fueron generadas utilizando el modelo que obtuvo el mejor ajuste. Eficiencia en la conversión del alimento (Log) vs. peso fresco inicial (Log, g) de *P. canaliculata* para temperatura control (C) y temperatura alta (D). $N = 18$ para cada regresión.

En cuanto al crecimiento absoluto de cada categoría en particular, los pequeños experimentaron un incremento de biomasa absoluta significativamente mayor en el tratamiento a alta temperatura (1.3 g) con respecto al control (0.7 g) (T -tests; $p < 0.01$) (Fig. 16A), al igual que los medianos (10.2 g a alta temperatura y 5.5 g en el control) (Fig. 16B). Por su parte, los caracoles grandes mostraron un incremento similar de su biomasa a temperatura control y alta (3.5 y 5.0 g respectivamente) (T -test; $p > 0.05$), aunque se observó una tendencia a un mayor crecimiento a mayor temperatura (Fig. 16C).

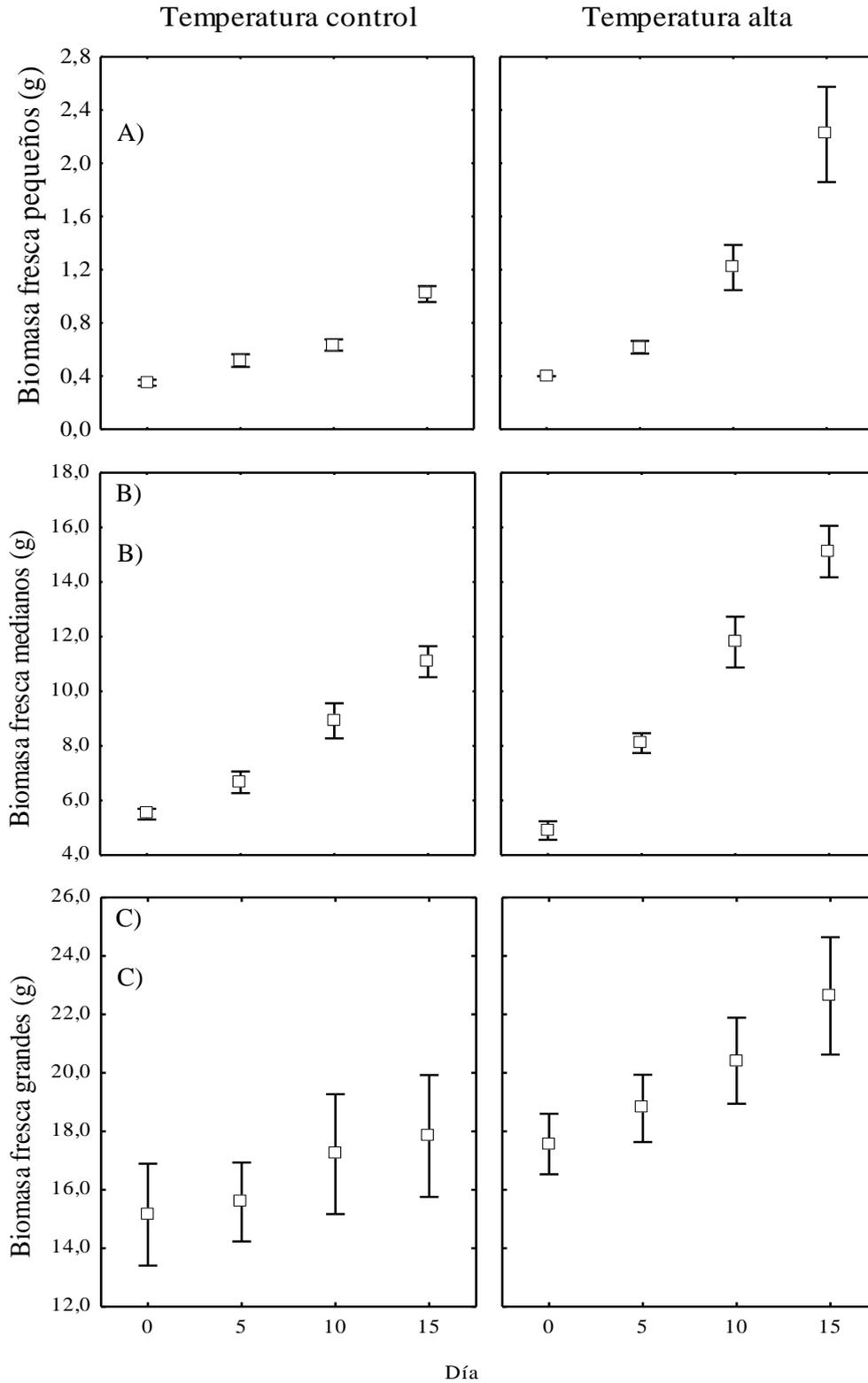


Figura 16. Peso fresco (g) de los ejemplares de *P. canaliculata* al comienzo del experimento (0 días) y luego de 5, 10 y 15 días para las dos temperaturas analizadas: control (izquierda) y alta (derecha). Se muestran los valores medios y sus respectivos errores estándar. A) Caracoles Pequeños, B) Medianos, C) Grandes (N = 6).

Como se planteó inicialmente en la hipótesis, el alimento absoluto ingerido durante el experimento aumentó con el tamaño de *P. canaliculata* y fue mayor a alta temperatura, opuesto a la tendencia que siguió la ingesta relativa total (considerando el tamaño de los individuos) (Fig. 17).

La ingesta absoluta diaria estuvo afectada significativamente de manera positiva tanto por la temperatura (ANOVA; $F_{1,30} = 17.68$; $p < 0.001$) como por el tamaño (ANOVA; $F_{1,30} = 23.20$; $p < 0.001$), sin ser significativa la interacción entre ellos (ANOVA; $F_{1,30} = 1.94$; $p > 0.05$). A temperatura control el consumo diario de los caracoles pequeños fue del 50% de su peso promedio (0.3 g) mientras que a alta temperatura fue de casi el 90% (1.2 g). Los medianos tuvieron un consumo diario con respecto a su biomasa promedio de 35.4% (3 g) y 55.5% (5.7 g), a temperatura control y alta, respectivamente. En los caracoles de mayor tamaño se registró un consumo absoluto diario correspondiente a un 21.7% de su biomasa total promedio en el control (3.5 g) y de 36.1% a temperatura alta (7.1 g) (Fig. 17).

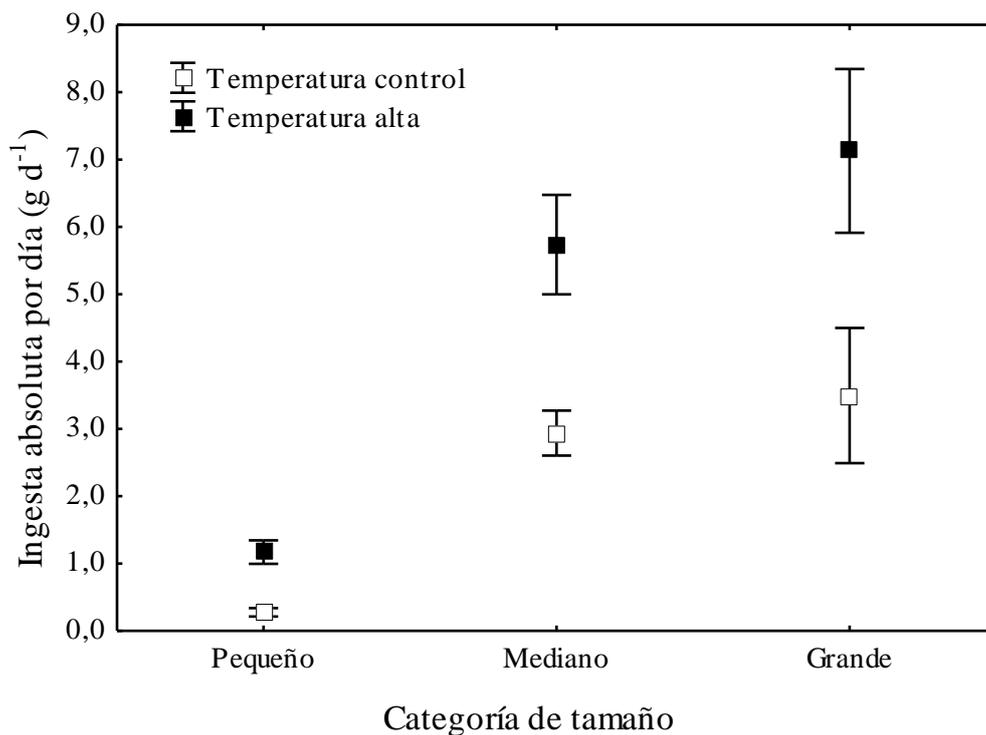


Figura 17. Ingesta absoluta por día (g d^{-1}) para cada categoría de tamaño de *P. canaliculata* para temperatura control (blanco) y alta (negro). Se muestran los valores medios y sus respectivos errores estándar ($N = 6$).

En resumen, a partir de estos experimentos se verificó que la mayor temperatura tendió a promover la ingesta de alimento y el crecimiento de *P. canaliculata*, pero que su efecto fue progresivamente menos significativo a medida que el tamaño de los organismos aumentó. El consumo absoluto se incrementó con el tamaño de los organismos, pero como se predijo, el consumo relativo fue mayor cuanto menor fue el tamaño corporal. Esto evidencia la relevancia de las primeras etapas de vida que en conjunto pueden ejercer una gran presión de herbivoría sobre los recursos.

2. Influencia de la temperatura en la competencia inter-específica de neonatos de tres especies del género *Pomacea*

Tanto el aumento de la temperatura como las condiciones de competencia provocaron efectos distintos en la tasa de crecimiento relativa según la identidad de los ejemplares. Para *P. canaliculata* y *P. maculata* el crecimiento fue estimulado por la temperatura y la presencia de individuos de otras especies. Para *P. megastoma*, sin embargo, los efectos fueron opuestos, siendo su desempeño mejor a baja temperatura y en ausencia de ejemplares de otras especies.

La tasa de crecimiento relativa (TCR, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de *P. canaliculata* estuvo afectada significativamente de forma positiva tanto por la temperatura como por la presencia de otras especies (ANOVA; $F_{1,35} = 9.7$; $p < 0.05$ y $F_{1,35} = 20.42$; $p < 0.001$, respectivamente) (Fig. 18). Asimismo, existió una interacción significativa entre los mismos (ANOVA; $F_{1,35} = 5.31$; $p < 0.05$).

En solitario, la TCR de *P. canaliculata* fue similar entre ambas temperaturas, al igual que en el tratamiento en el que las tres especies estuvieron juntas (Tukey; $p > 0.05$). En el tratamiento con *P. canaliculata* y *P. maculata* sí hubo diferencias significativas entre ambas temperaturas, siendo mayor la TCR de *P. canaliculata* cuando la temperatura fue alta (Tukey; $p < 0.001$). A menor temperatura, la TCR de *P. canaliculata* decreció en presencia de *P. maculata* y aumentó cuando las tres especies estuvieron juntas, con respecto al escenario de la especie sola (Fig. 18).

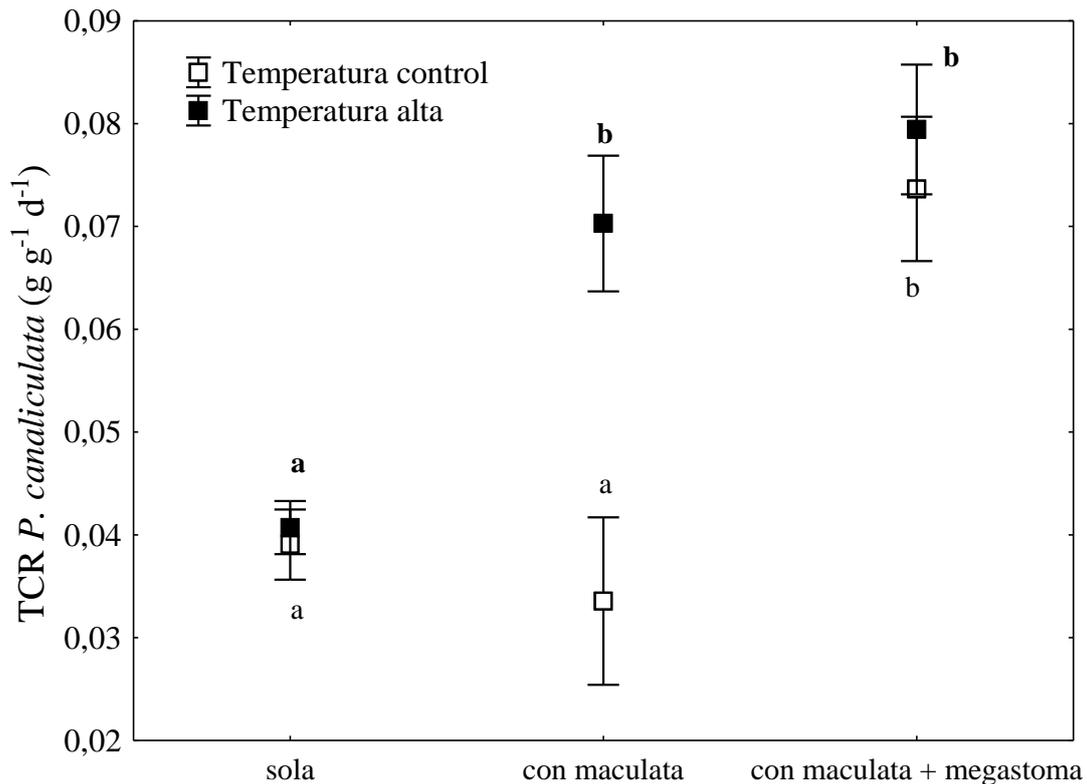


Figura 18. Tasa de crecimiento relativa (TCR, g g⁻¹ d⁻¹) de *P. canaliculata* en ausencia de otra especie (sola, tratamiento “*P. canaliculata*”), en presencia únicamente de *P. maculata* (tratamiento “*P. canaliculata* + *P. maculata*”), y junto con *P. maculata* y *P. megastoma* (tratamiento “*P. canaliculata* + *P. maculata* + *P. megastoma*”) bajo las dos temperaturas analizadas, control (blanco) y alta (negro). Se muestran valores medios y su correspondiente error estándar para cada tratamiento (N = 7). Las letras indican diferencias significativas en el test de Tukey (temperatura baja: letras normales, temperatura alta: letras en negrita).

En *P. maculata*, la tasa de crecimiento relativa estuvo afectada significativamente tanto por la temperatura (ANOVA; $F_{1,35} = 10.57$; $p < 0.05$) como por la presencia de otras especies (ANOVA; $F_{1,35} = 15.88$; $p < 0.001$), mientras que la interacción entre los factores no fue significativa (ANOVA; $F_{1,35} = 1.27$; $p > 0.05$) (Fig. 19). Sin embargo, el efecto del aumento de temperatura no fue el mismo en los distintos escenarios de competencia. Cuando estuvo sola, la TCR de *P. maculata* fue estadísticamente indistinguible entre ambas temperaturas, al igual que en el tratamiento en el que las tres especies estuvieron juntas (test de Tukey; $p > 0.05$), a pesar de que hubo una tendencia a mayores TCR en el escenario de mayor temperatura, en ambos casos (Fig. 19). En cambio, en el tratamiento con dos especies (solo *P. canaliculata* y *P. maculata*) sí hubo diferencias entre temperaturas, siendo significativamente mayor la TCR de *P. maculata* cuando la temperatura fue alta (test de Tukey; $p < 0.05$).

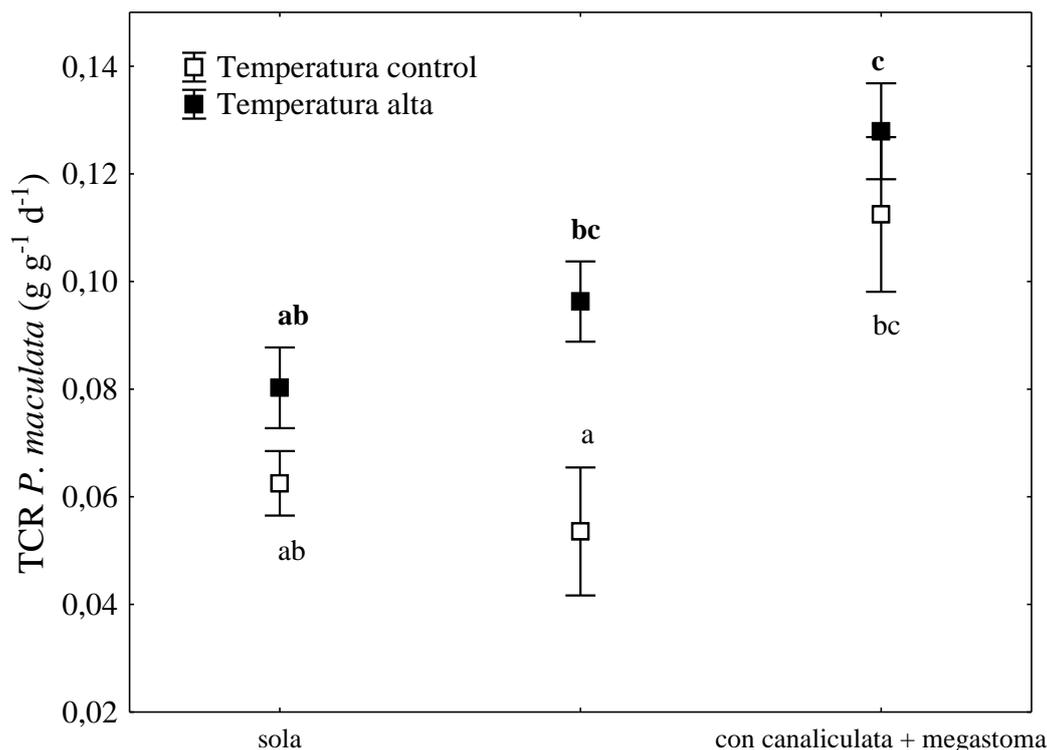


Figura 19. Tasa de crecimiento relativa ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de *P. maculata* en ausencia de otra especie (sola, tratamiento “*P. maculata*”), en presencia únicamente de *P. canaliculata* (tratamiento “*P. canaliculata* + *P. maculata*”), y junto con *P. maculata* y *P. megastoma* (tratamiento “*P. canaliculata* + *P. maculata* + *P. megastoma*”) bajo las dos temperaturas analizadas: control (blanco) y alta (negro). Se muestran valores medios y su correspondiente error estándar para cada tratamiento ($N = 7$). Las letras indican diferencias significativas en el test de Tukey (temperatura baja: letras normales, temperatura alta: letras en negrita).

En contraste con las especies anteriores, en el caso de la tasa de crecimiento relativa de *P. megastoma*, el aumento de la temperatura tuvo un efecto negativo (ANOVA; $F_{1,22} = 4.69$; $p < 0.05$), mientras que no lo tuvo la presencia de otras especies (ANOVA; $F_{1,22} = 0.74$; $p > 0.05$), ni la interacción entre los factores (ANOVA; $F_{1,22} = 0.17$; $p > 0.05$) (Fig. 20). Tanto cuando estuvo sola, como en presencia de *P. canaliculata* y *P. maculata*, la TCR de *P. megastoma* no difirió significativamente entre ambas temperaturas (Tukey; $p > 0.05$), aunque hubo una tendencia a un mayor crecimiento a menor temperatura. Asimismo, la TCR tendió a ser menor cuando estuvo en el escenario de competencia inter-específica con las otras dos especies (Fig. 20).

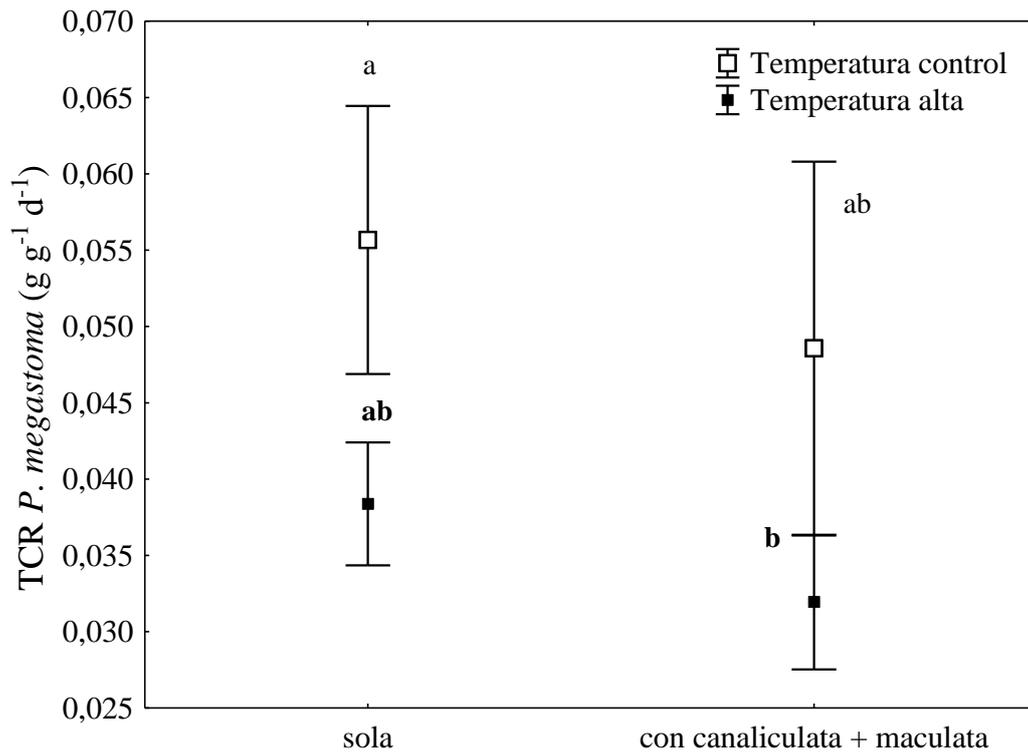


Figura 20. Tasa de crecimiento relativa ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de *P. megastoma* en ausencia de otra especie (sola, tratamiento “*P. megastoma*”) y en presencia de *P. canaliculata* y *P. maculata* (tratamiento “*P. canaliculata* + *P. maculata* + *P. megastoma*”) bajo las dos temperaturas analizadas: control (blanco) y alta (negro). Se muestran valores medios y su correspondiente error estándar ($N = 7$). Las letras indican diferencias significativas en el test de Tukey (temperatura baja: letras normales, temperatura alta: letras en negrita).

De acuerdo a la hipótesis, el consumo de alimento por día fue sistemáticamente mayor a alta temperatura para los cinco tratamientos estudiados, con variaciones dadas por la identidad de las especies y el contexto de competencia. La ingesta diaria absoluta (mg d^{-1}) fue máxima en los tratamientos a temperatura control y a alta temperatura con solo *P. megastoma*, mientras que tuvo sus valores mínimos en los tratamientos de *P. canaliculata* y *P. maculata*, solas, a la menor temperatura (Tabla 2). La ingesta relativa ($\text{mg mg}^{-1} \text{d}^{-1}$), por su parte, fue mayor en los tratamientos con *P. maculata* y *P. megastoma* en solitario y a alta temperatura, y tuvo los valores más bajos en los dos tratamientos con competencia intra-específica a baja temperatura (*P. canaliculata* + *P. maculata* y *P. canaliculata* + *P. maculata* + *P. megastoma*) (Tabla 2).

Tabla 2. Tasa de ingesta diaria absoluta (mg d^{-1}) y tasa de ingesta diaria relativa ($\text{mg mg}^{-1} \text{d}^{-1}$) de *E. densa* en cada tratamiento, y a las dos temperaturas analizadas. Los cálculos se hicieron en base al promedio de la biomasa total de caracoles por recipiente ($N = 7$).

Tratamiento	Temperatura	Ingesta absoluta (mg d^{-1})	Ingesta relativa ($\text{mg mg}^{-1} \text{d}^{-1}$)
<i>P. canaliculata</i>	Control	0.0484	0.0095
	Alta	0.0979	0.0194
<i>P. maculata</i>	Control	0.0452	0.0152
	Alta	0.1516	0.0483
<i>P. megastoma</i>	Control	0.3595	0.0412
	Alta	0.5706	0.0645
<i>P. can. + P. mac.</i>	Control	0.0778	0.0077
	Alta	0.1817	0.0209
<i>P. can. + P. mac. + P. meg.</i>	Control	0.1516	0.0090
	Alta	0.1937	0.0113

En resumen, este experimento encontró que la temperatura fue un factor importante para la ingesta y el crecimiento de los caracoles, pero que su efecto dependió de la identidad de las especies y del escenario de competencia en el que se encuentren. Tanto la magnitud como la dirección de los efectos de la temperatura y de la presencia de especies interactuantes fueron distintos según se tratase de *P. canaliculata*, *P. maculata* o *P. megastoma*. En las dos primeras el ambiente más cálido y más diverso promovió el crecimiento, mientras que en *P. megastoma* el escenario de mejor desempeño fue el opuesto, sugiriendo que esta última tendría menores habilidades competitivas, al menos en los escenarios estudiados.

3. Rol de la temperatura y la distribución espacial de la macrófita *Hydrilla verticillata* sobre el crecimiento de juveniles de *Pomacea canaliculata*

La temperatura del agua siguió aproximadamente las mismas fluctuaciones en ambos tratamientos a lo largo del período, y fue en promedio en el tratamiento de temperatura alta 2.5 °C más caliente que el de baja temperatura (T -test; $p < 0.001$) (Fig. 21).

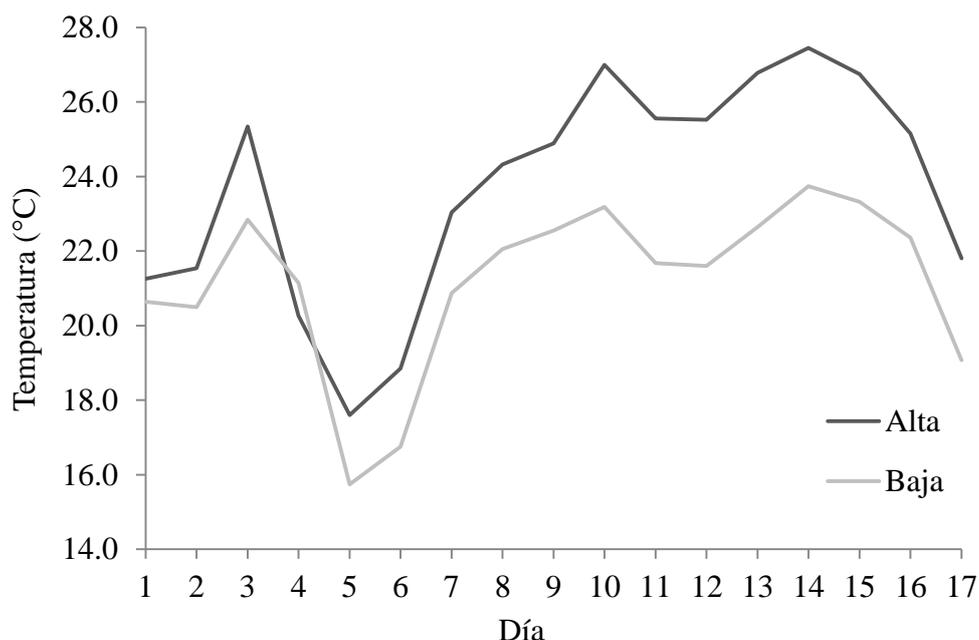


Figura 21. Temperatura media del agua dentro de los acuarios durante los 16 días de duración del experimento para el tratamiento de temperatura baja (línea gris) y alta (línea negra) (los datos son el promedio de las mediciones durante la mínima y máxima incidencia de radiación solar, °C).

Los principales resultados obtenidos apoyaron las hipótesis planteadas. La temperatura alta promovió el crecimiento de *P. canaliculata* en ambas disposiciones espaciales de Hydrilla. A su vez, de acuerdo a lo esperado, el aumento de temperatura atenuó la diferencia en el crecimiento de los caracoles entre disposiciones espaciales de la macrófita (posiblemente al minimizar el tiempo de búsqueda de alimento cuando los fragmentos estuvieron esparcidos por aumentar la velocidad de los caracoles). El consumo por parte de Pomacea afectó negativamente la tasa de crecimiento de la macrófita en general y de todas sus estructuras de manera significativa. Por el contrario, la mayor temperatura promovió la formación de brotes, estructuras de dispersión de la macrófita, en detrimento del crecimiento de los fragmentos principales, que sí se vieron favorecidos cuando los fragmentos estuvieron dispersos.

La tasa de crecimiento relativa de *P. canaliculata* se vio afectada tanto por la temperatura como por el arreglo espacial de los fragmentos de la macrófita (Fig. 22). Un crecimiento significativamente mayor de los caracoles fue observado en el tratamiento sujeto a temperatura alta (ANOVA; $F_{1,51} = 16.24$; $p < 0.001$) y cuando la macrófita estuvo agregada (ANOVA; $F_{1,51} = 9.63$; $p < 0.05$). La interacción entre ambos factores analizados no fue

significativa. Por el contrario, en el escenario a baja temperatura y con la macrófita esparcida, *Pomacea* redujo en promedio su biomasa durante el experimento.

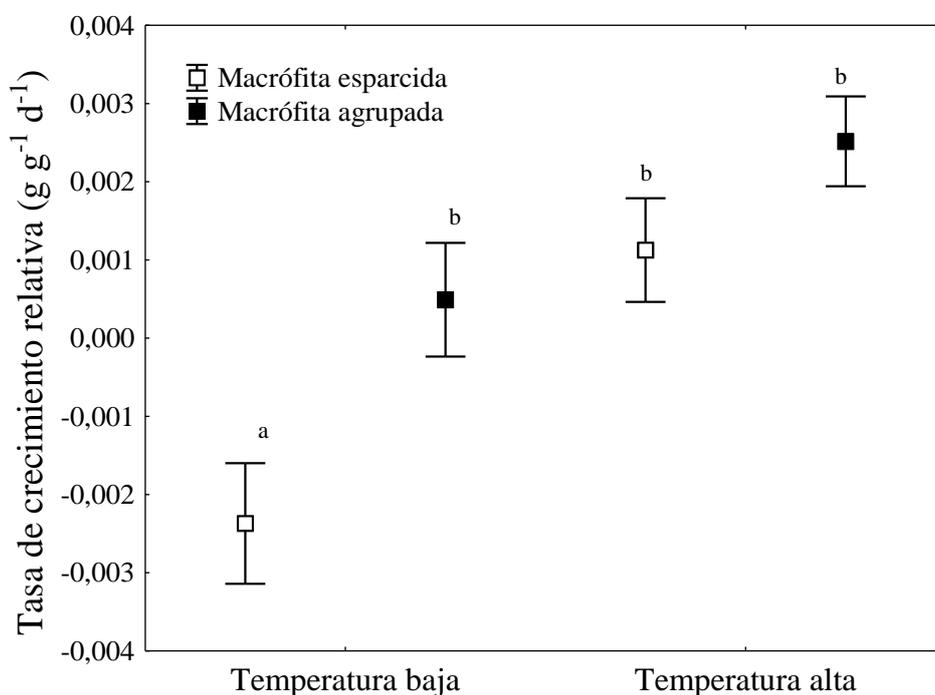


Figura 22. Tasa de crecimiento relativa ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de la biomasa total del caracol durante el experimento a baja (izquierda) y alta (derecho) temperatura, y bajo ambas disposiciones de las macrófitas, esparcida (blanco) y agregada (negro). Se muestran valores medios y errores estándar de cada tratamiento ($N = 7$). Las letras indican diferencias significativas en el test de Tukey *a posteriori*.

La tasa de crecimiento relativa de *H. verticillata* fue mayor en ausencia de *P. canaliculata* (ANOVA; $F_{1,48} = 21.92$; $p < 0.001$), mientras que ni la temperatura ni el arreglo de los fragmentos promovieron diferencias significativas, aunque se observó una leve tendencia a un crecimiento mayor al estar esparcidos (Fig. 23). Los fragmentos (peso seco, g) tuvieron una mayor biomasa en el tratamiento sin *Pomacea* (ANOVA; $F_{1,48} = 48.89$; $p < 0.001$) y cuando los fragmentos estuvieron esparcidos (ANOVA; $F_{1,48} = 10.06$; $p < 0.05$). La biomasa de los fragmentos fue además afectada negativamente por la temperatura alta (ANOVA; $F_{1,48} = 9.33$; $p < 0.05$). No hubo interacciones significativas entre los factores.

Para no alejarse de los objetivos principales de la tesis, no se van a presentar en este texto algunos de los resultados obtenidos en el experimento para *Hydrilla*, que si están incluidos en el manuscrito en preparación. Sin embargo, es interesante resaltar algunos efectos observados en las estructuras anexas de la macrófita desarrolladas durante el experimento: brotes y raíces.

La biomasa de los brotes estuvo afectada negativamente por la herbivoría, mientras que la alta temperatura promovió tanto su biomasa como su número. Las raíces fueron afectadas únicamente por la herbivoría, siendo menores en presencia de *Pomacea*, tanto en biomasa como en número. La disposición espacial de *Hydrilla* no tuvo efectos significativos sobre ninguna de sus estructuras anexas.

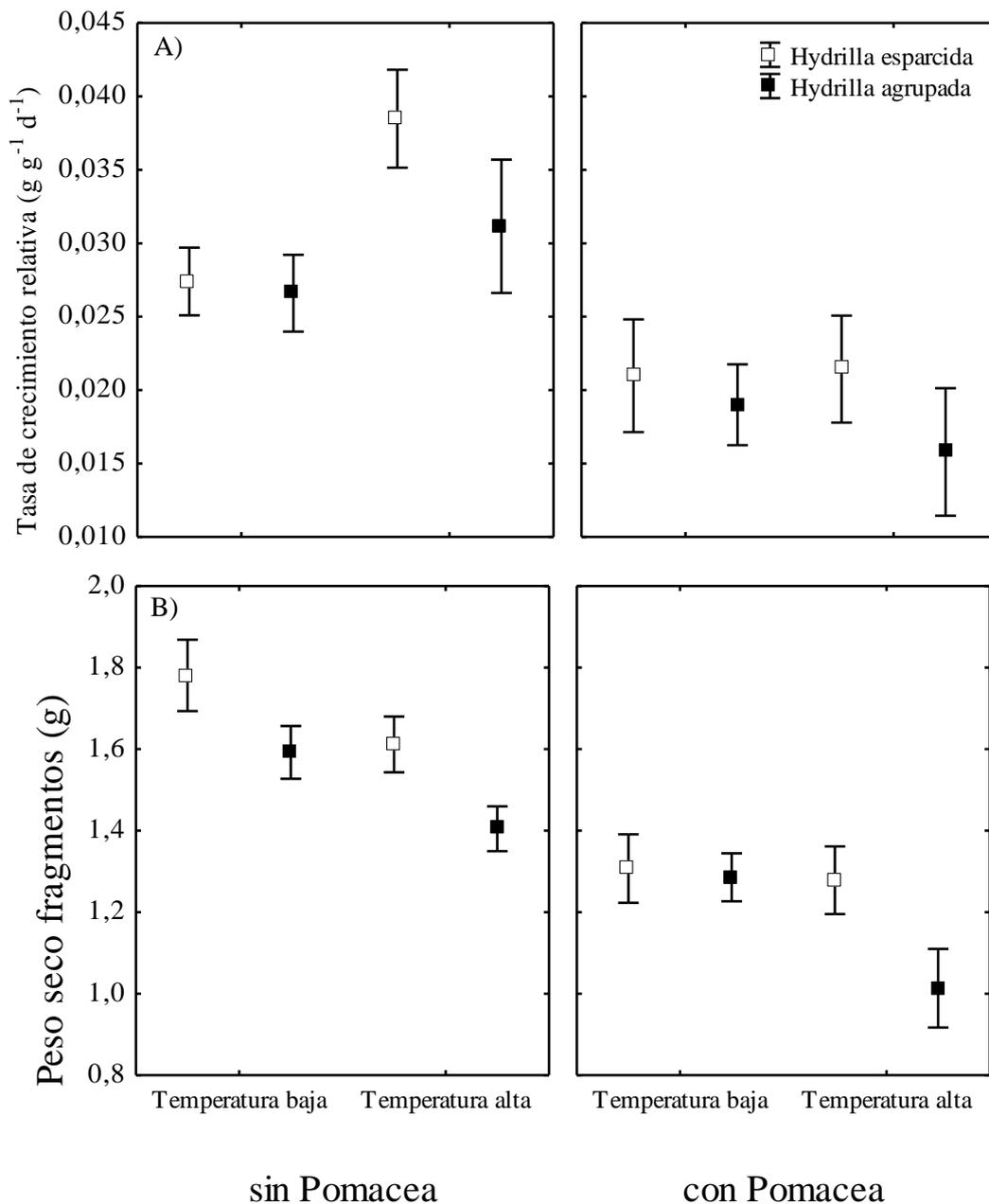


Figura 23. A) Tasa de crecimiento relativa ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) de la biomasa total y B) Peso seco de los fragmentos principales (g) de *H. verticillata* durante el experimento en ausencia (izquierda) y presencia (derecha) de *P. canaliculata*, a ambas temperaturas (baja y alta) y tratamientos de disposición de la macrófita (esparcida: blanco, agrupada: negro). Se muestran valores medios y errores estándar ($N = 7$). Las letras indican diferencias significativas en el test de Tukey *a posteriori*.

En resumen, estos experimentos demostraron que la temperatura promovió el crecimiento de *P. canaliculata*, quien a su vez tuvo un mejor desempeño cuando el alimento estuvo agrupado. A su vez, los resultados apoyaron la hipótesis de la interacción entre ambos factores, a través de una atenuación de la diferencia en el crecimiento de los caracoles entre distribuciones de alimento a temperatura mayor. La herbivoría fue el factor de mayor relevancia para el crecimiento de Hydrilla, ya que afectó negativamente el desarrollo de fragmentos, brotes y raíces, pudiendo tener consecuencias sobre el potencial invasor de esta planta, ya que cada estructura de la macrófita contribuye diferencialmente a distintas etapas del proceso.

4. Rol de eventos extremos de sequía sobre la resistencia y resiliencia de *Pomacea canaliculata*

Desecación

En general, los caracoles demostraron una considerable habilidad de sobrevivir a las condiciones de desecación creadas al enterrarlos completamente, con un 35.9% de supervivencia luego de 47 días. La supervivencia dependió significativamente de la madurez reproductiva, y mostró una tendencia (no significativa) con el sexo (Fig. 24). Sobrevivieron más hembras (44.7%) que machos (32.1%), a pesar de que el tamaño de los caracoles adultos no difirió estadísticamente entre sexos (ancho del opérculo test KW, $p = 0.228$; biomasa test KW, $p = 0.120$). Los individuos sexualmente inmaduros mostraron una supervivencia significativamente menor (16.7%) que los caracoles de otras categorías ($X^2 = 10.3$, $p < 0.01$) (Fig. 24). Los inmaduros pesaron aproximadamente un tercio que los machos y hembras adultos, aunque el amplio rango de tamaños existente resultó en una superposición de las distribuciones de tamaño de las distintas categorías. Para la población de origen (i.e. dos lagunas y dos estanques), los tiempos de supervivencia no se desviaron significativamente de lo esperado (tests X^2 ; todos los $p > 0.1$). No se encontraron diferencias significativas en el tiempo de supervivencia por sexo al tomar en cuenta la biomasa (ANCOVA; $F = 0.51$; $p = 0.602$) o el ancho del opérculo como co-variables (ANCOVA; $F = 0.49$; $p = 0.609$).

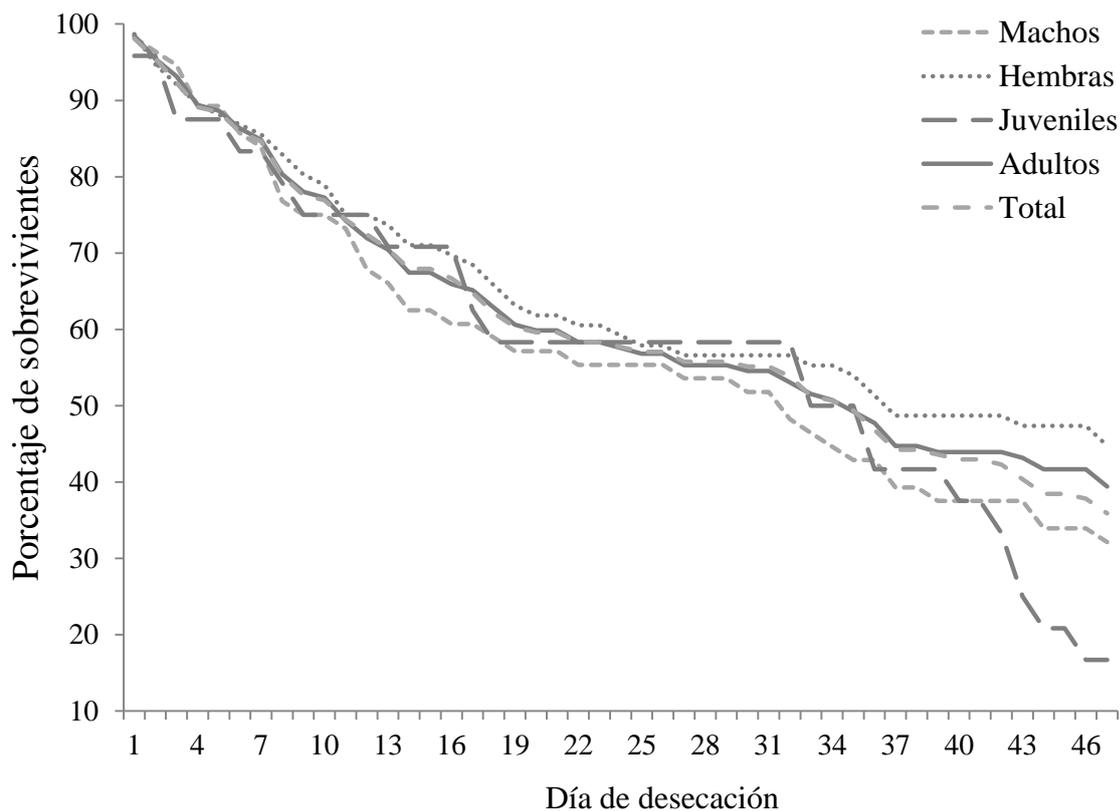


Figura 24. Curvas de mortalidad de las distintas categorías sexuales durante la desecación. Cada línea representa el porcentaje de supervivencia de cada sub-grupo. La línea del “total” muestra la supervivencia de todos los caracoles en conjunto, que alcanzan un 35.9% al final del experimento. Las hembras tienen la mayor tasa de supervivencia (44.7%) y los caracoles sexualmente inmaduros tienen la menor (16.7%).

Para analizar en mayor medida las diferencias en la supervivencia, se utilizaron regresiones lineales para calcular los tiempos de LT_{50} y LT_{90} para cada una de las cinco categorías sexuales. Las hembras exhibieron los valores mayores de LT_{50} y LT_{90} , 37.4 y 75.6 días, respectivamente, que excedieron los calculados para la población total por 12% (LT_{50} y LT_{90} , 33.2 y 66.6 días, respectivamente). Los caracoles inmaduros alcanzaron los tiempos de LT_{50} y LT_{90} un 9.89% y 13.2% antes (por 3.3 y 8.8 días) que la población total (Tabla 3).

Tabla 3. Supervivencia luego de la desecación entre ejemplares clasificados según desarrollo reproductivo. Todas las regresiones tuvieron poder predictivo robusto ($R^2 > 0.90$). A partir de dichas ecuaciones se calcularon los tiempos letales de exposición para el 50% y 90% de cada grupo, LT_{50} y LT_{90} . Finalmente se reportan los porcentajes finales de supervivencia luego de los 47 días de desecación.

Categoría	R^2	LT_{50} (días)	LT_{90} (días)	Supervivencia a los 47 días
Machos	0.934	30.0	60.9	32.14%
Hembras	0.926	37.4	75.6	44.74%
Inmaduros	0.933	29.9	57.8	16.67%
Adultos	0.935	33.9	68.6	39.39%
Población total	0.951	33.2	66.6	35.90%

Para contextualizar los resultados, se hicieron comparaciones estadísticas con otros estudios de moluscos experimentando desecación publicados en la literatura científica.

En las condiciones simuladas de enterramiento de nuestro estudio, los tiempos de LT_{50} para machos, hembras y la población total excedieron significativamente ($X^2 = 97.01, 166.24$ y 97.02 , respectivamente, todos los $p < 0.01$) los resultados de la extrapolación (~ 6 días) hecha con los datos de un estudio de gastrópodos operculados (*Bithynia tentaculata*, *Valvata piscinalis*, *Viviparus viviparus* y *Physella acuta*) expuestos a condiciones de desecación aéreas (Collas *et al.* 2014). Asimismo, se compararon los porcentajes de nuestros caracoles sobrevivientes con el porcentaje más alto (17.9%) de juveniles de *Pomacea* spp. sobreviviendo 48 días de desecación aérea en un trabajo de Yoshida *et al.* (2014). En ese estudio, la mayoría de las cohortes mostró un 0% de supervivencia luego de 48 días. Los porcentajes de supervivencia entre nuestros ejemplares excedieron significativamente ($X^2 = 58.25; p < 0.01$) dichos hallazgos previos.

Reanimación

La vasta mayoría de la población remanente sobrevivió la re-inmersión y retomó patrones de comportamiento normal corto tiempo después. Mientras que 56 de los caracoles (36%) sobrevivió la desecación por 47 días, 52 (93%) de los mismos se recuperó y sobrevivió la re-inmersión en agua, retomando patrones de comportamiento normales (Fig. 25). La mayoría de los individuos retomaron su comportamiento normal en una secuencia progresiva, desde estar

inmóviles con el opérculo sellado a moverse por el acuario (Fig. 25). La mayoría de los caracoles (80.8%) se alimentó dentro de las 24 horas luego del retorno al agua.

La reanimación no ocurrió inmediatamente y la transición para salir del estado de estivación progresó gradualmente. A los cinco minutos de su introducción en agua, 13% mostró una apertura del opérculo. Luego de 15 minutos, aproximadamente un 40% de los individuos relajaron el opérculo y a los 30 minutos, sólo un 23% permanecía inactivo. A los 90 minutos, 98% exhibieron signos de actividad. A las 3 horas de la re-inmersión, todos los ejemplares vivos mostraron signos de actividad y ocurrieron las primeras observaciones de instancias de alimentación (4%), a pesar de que la lechuga estuvo disponible desde los 90 minutos. Nueve horas luego de la re introducción en agua, 54% de los caracoles ya se movilizaba a través del acuario y un 12% se alimentaba. En la última observación, a las 24 horas de ser introducidos en agua, 75% de los caracoles se alimentaban y 21% se trasladaban por los vidrios del acuario.

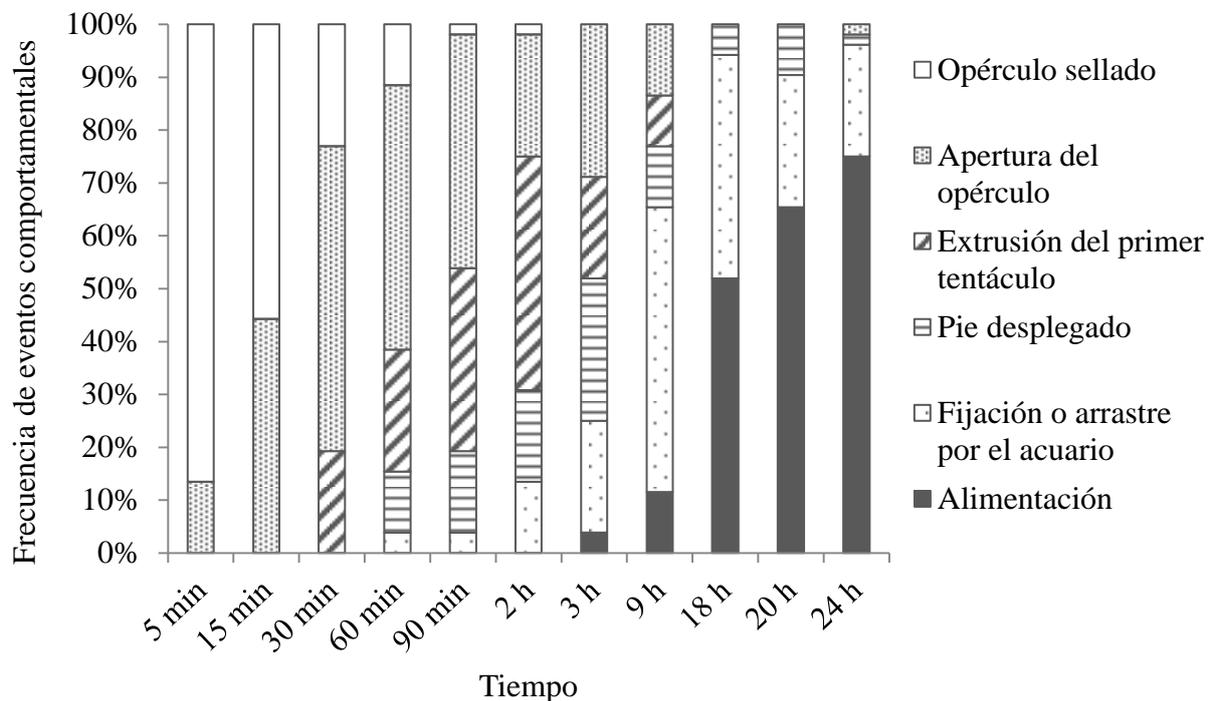


Figura 25. Actividades registradas durante la reanimación de los individuos que sobrevivieron a la desecación (N = 52). Se muestra el porcentaje de los caracoles realizando los distintos eventos comportamentales en cada tiempo de medición.

Luego del período inicial de recuperación de 24 horas, se observaron cuatro instancias de apareamiento durante los cuatro días de observación (Fig. 26). Las parejas de individuos apareándose provinieron de Laguna del Diario, Laguna del Sauce y Parque Rodó Montevideo. No se observaron instancias de apareamiento entre los sobrevivientes de Parque Rodó San José, la población con la menor tasa de supervivencia y numerosos caracoles sexualmente inmaduros.

Entre los 33 y 42 días luego de la re-inmersión, tres caracoles depositaron huevos en las paredes de los acuarios sobre el nivel del agua (dos pertenecientes a Laguna del Sauce y una de Parque Rodó Montevideo) (Fig. 26). La puesta depositada en este último sitio eclosionó luego de 23 días. Los neonatos sobrevivientes de la puesta fueron criados en el laboratorio por un año antes de ser preservados. Las otras dos puestas no eclosionaron ya que cayeron al agua luego de desprenderse del vidrio del acuario, lo que probablemente mató a los individuos en desarrollo (Pizani *et al.* 2005).

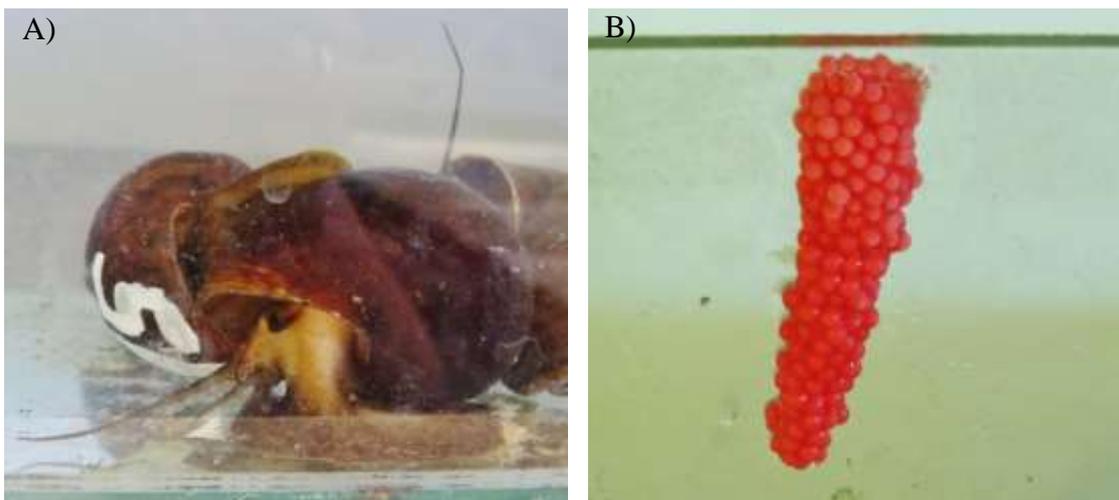


Figura 26. A) Registro fotográfico de uno de los apareamientos ocurridos durante el período de observación de cuatro días luego de la reanimación de los ejemplares. B) Puesta de huevos depositada en uno de los acuarios.

Frente a un evento simulado de desecación y de acuerdo con la hipótesis planteada, gran parte de los caracoles enterrados en arena durante 47 días fueron capaces de resistir y retomar la actividad normal luego de tan solo 24 horas de sumergidos nuevamente en agua. Asimismo, quedó demostrada la capacidad resiliente de *P. canaliculata*, ya que los caracoles fueron capaces de aparearse y dejar puestas de huevos. La viabilidad de los individuos eclosionados quedó confirmada a través de su seguimiento en laboratorio durante varios meses.

Nota aclaratoria: en base a registros de colección, investigaciones pasadas y análisis de la morfología, inicialmente se asumió que la única especie presente en las poblaciones estudiadas era *P. canaliculata*. Sin embargo, debido a la gran diversidad del género *Pomacea* y al hecho de que las especies han sido confundidas en el pasado (Hayes *et al.*, 2009; 2012), se muestrearon fragmentos de tejido del pie de los ejemplares. *P. canaliculata* fue la especie mayormente representada en los cuatro sitios, pero aparecieron algunos individuos de *P. maculata* y una especie aún no descrita (*Pomacea* sp.) (Hayes *et al.*, sin publicar). Al ser pocos los individuos de estas otras especies (N = 14 sobre un total de 156) esta información no fue considerada en el análisis de los resultados.

DISCUSIÓN

A pesar de su alta frecuencia en los sistemas acuáticos de Uruguay, y los grandes tamaños (y por lo tanto biomasa total) que puede alcanzar, la especie *P. canaliculata* ha sido muy poco investigada a nivel nacional (Boland *et al.* 2008; Röhrdanz 2014). Por su importancia como especie invasora en otros continentes, la mayor parte de su estudio se centra fuera de su región nativa. Sin embargo, se desconoce cómo esta especie se verá afectada frente a escenarios de cambios climáticos y ambientales producto de transformaciones locales y globales sucediendo a escala planetaria.

En la presente tesis se planteó como objetivo general el análisis de su desempeño frente a modificaciones en la temperatura ambiente, variando el tamaño de los individuos y características del hábitat, así como al someterse a un evento extremo de desecación. Se priorizó la inclusión de diversos estadios de vida, ya que cada uno tiene implicancias distintas sobre el éxito de la especie.

Dentro de los factores analizados, la temperatura resultó ser una variable de suma relevancia al provocar mayores tasas de consumo en *P. canaliculata* y un crecimiento más rápido de los ejemplares, aunque se encontró que los efectos dependen del escenario en el que se encuentre el organismo. Además de efectos directos sobre los individuos, se encontró que la temperatura influye sobre algunas interacciones bióticas, tanto con los recursos como con otras especies con las que coexiste, y que sus efectos son más relevantes en etapas tempranas del ciclo de vida de los caracoles. Frente a la desecación, por su parte, *P. canaliculata* demostró ser muy resistente y tener mecanismos para sobrevivir a períodos extensos sin disponibilidad de agua. Asimismo, quedó en evidencia su gran potencial de recuperación poblacional frente a disturbios. La alta supervivencia relativa de las hembras y su alta fecundidad, lograrían que a partir de pocos ejemplares la población vuelva a ser numerosa en un corto período.

A continuación se discuten en detalle los resultados más relevantes de esta tesis, sintetizando las principales tendencias obtenidas en el conjunto de los experimentos.

Rol de la temperatura y el tamaño corporal sobre el desempeño de *P. canaliculata*

Los organismos toman materia y energía del ambiente, la procesan, y la destinan a su supervivencia, crecimiento y reproducción (Brown *et al.* 2004; Brown *et al.* 2012), a través de un conjunto de reacciones químicas, tanto de degradación de sustancias como de construcción

de estructuras complejas (Rogers 2011). El metabolismo determina las demandas de los organismos por los recursos del ambiente, y consecuentemente cómo el ambiente se verá modificado biológica, física y químicamente (Brown *et al.* 2004).

Es así que la variación en estructura y dinámica entre los componentes de los ecosistemas depende en gran medida de las características metabólicas de los organismos que los habitan, que en última instancia pueden afectar la diversidad de las especies, así como los flujos de materia y energía (Brown *et al.* 2004). En su hábitat natural los organismos están sometidos a variaciones en la disponibilidad y calidad del alimento, múltiples interacciones de depredación y competencia, entre otras (e.g. mutualismo, parasitismo), y modificaciones en las condiciones climáticas, particularmente en la temperatura ambiente, que pueden alterar sus demandas por recursos (Nagy 1987).

Además de factores externos, los requerimientos metabólicos dependen de características intrínsecas de los organismos. El escalamiento refiere a los cambios, tanto estructurales como funcionales, que surgen como consecuencia del cambio de tamaño de los organismos (Schmidt-Nielsen 1997). La relevancia del escalamiento radica en que a partir de una sola variable, como lo es el tamaño corporal, se pueden abstraer rasgos correlacionados y parte de la complejidad de los sistemas (Tilman *et al.* 2004). En particular, la relación entre tasa metabólica y masa corporal elevada a la 0.75 (Rubner 1883; Kleiber 1932; Kleiber 1947) se cumple para un amplia variedad de organismos (Savage *et al.* 2004), y se ha propuesto que el fenómeno podría extenderse más allá de los organismos multicelulares y ser aplicado a todos los niveles de organización biológica, llegando inclusive al nivel molecular (West *et al.* 2002).

Brown *et al.* (2004) en su Teoría Metabólica Ecológica incorporan los efectos de la temperatura, como patrón relevante junto con el tamaño corporal, para explicar patrones sucediendo a distintos niveles de organización biológica. A partir del análisis de los organismos individuales, se realizan predicciones de su rol sobre las dinámicas poblacionales, comunitarias y ecosistémicas (Brown *et al.* 2004). En los organismos ectotermos, como *P. canaliculata*, que no son capaces de regular fisiológicamente su temperatura interna, se mantiene el papel preponderante del tamaño corporal y de la temperatura como reguladores de los requerimientos energéticos (Gillooly *et al.* 2001).

En especies que habitan ambientes acuáticos, la relación se ve al menos en parte amortiguada por el agua, que modula los cambios bruscos en la temperatura (Robinson *et al.* 1983; Clarke

& Johnston 1999). La temperatura afecta directamente la fisiología de los ectotermos, e indirectamente a través de su interacción con otros estresores ambientales (Sokolova & Lannig 2008). En particular, la tasa metabólica intra-específica de los gastrópodos, tanto acuáticos como terrestres, escalaría con respecto a la masa corporal con un exponente de 0.717, no difiriendo estadísticamente de la ley de escalamiento de potencia $3/4$ según una revisión bibliográfica (Glazier 2005).

En el primer experimento de la tesis se analizaron los efectos de la temperatura y el tamaño corporal de los organismos sobre el desempeño de *P. canaliculata*, así como los efectos de la interacción entre ambos factores. De acuerdo con la bibliografía, los caracoles manzana toleran un amplio rango de temperatura, aumentando su nivel de actividad a medida que la misma aumenta (Heiler *et al.* 2008). Estudios previos, también en el rango nativo de distribución de *P. canaliculata*, han demostrado que el tiempo en que individuos de *P. canaliculata* están activos aumenta con la temperatura entre los 10 y 30 °C, mientras que el tiempo dedicado a la alimentación es máximo a los 25 °C (Seuffert *et al.* 2010).

En los dos experimentos que compararon temperaturas iguales o menores a 25 °C (experimento 1 y 3), tanto la ingesta como el crecimiento relativo fueron, casi en la totalidad de los casos, mayores cuando la temperatura fue más alta. Esto se dio principalmente en los individuos de menor tamaño. Tanto a 25 como a 35 °C las tasas de crecimiento de juveniles aumentan con respecto a temperaturas más bajas del agua, pero no difieren entre sí cuando se comparan ambas temperaturas, de acuerdo a resultados de Seuffert & Martin (2013). Esta tendencia se observó en el experimento con neonatos (experimento 2), en el cual se compararon temperaturas de 25 y 28 °C y no se encontraron diferencias en el incremento de biomasa de *P. canaliculata*, mientras que la tasa de ingesta mostró una tendencia a ser mayor a alta temperatura. Por los resultados obtenidos y los antecedentes encontrados parece que la temperatura del agua óptima para el crecimiento de *P. canaliculata* es 25 °C. A 25 °C, a su vez, y no a temperaturas menores, las hembras son capaces de invertir en crecimiento y reproducción simultáneamente (Albrecht *et al.* 1999), lo que extiende la relevancia de los cambios en la temperatura más allá del crecimiento.

Los efectos de la temperatura sobre la ingesta de los organismos variaron según el tamaño y la etapa del ciclo de vida de los mismos. A 25 °C la tasa de ingesta en los individuos pequeños fue aproximadamente del doble que a temperaturas menores y mantuvo la tendencia en tamaños intermedios, pero con diferencias no tan robustas. Según los resultados del

experimento 1, bajo la temperatura control, 13 caracoles pequeños comerían lo que come un adulto por día, mientras que cuando a alta temperatura la mitad serían suficientes para igualar la ingesta diaria de un adulto también a alta temperatura.

En los adultos la temperatura no fue un factor tan relevante, no influyendo sobre la ingesta ni el crecimiento (experimento 1). Es posible que esta última categoría de tamaño (que dio comienzo al experimento con una talla promedio de más de 37 mm de altura y 16.5 g PF), ya hubiese llegado a tasas bajas de crecimiento por razones ontogénicas. En la bibliografía se considera que ejemplares de más de 6 g o 28 mm ya alcanzaron la adultez (e.g. Ichinose 2002; Boland *et al.* 2008; Yang *et al.* 2013), medidas ampliamente excedidas en nuestra definición de la categoría de adultos y que podría indicar que los ejemplares ya no son capaces de aumentar su tamaño. Según Teo (2004), independientemente de las condiciones, cuando la conchilla de *P. canaliculata* alcanza valores cercanos a los 35 mm de altura su crecimiento se desacelera y tiende a mantenerse.

Tamburi & Martin (2008) midieron la eficiencia en la conversión de alimento en biomasa de individuos de *P. canaliculata* por 70 semanas y encontraron una reducción a lo largo del tiempo, variación que podría ser análoga a la observada en el experimento 1 entre las distintas categorías de tamaño. La eficiencia fue máxima en los caracoles pequeños a temperatura control, categoría en la cual la variable mostró una tendencia a ser menor a temperatura alta. Este efecto no se vio en caracoles de mayor tamaño, cuya eficiencia pareció no verse afectada por cambios en la temperatura. En animales ectotermos, la temperatura generalmente tiene una relación positiva con la eficiencia en el crecimiento, aunque en menor medida también existen evidencias negativas y neutras, considerando temperaturas dentro del rango térmico óptimo de las especies (Angilletta *et al.* 2004). Las respuestas distintas según la categoría podrían deberse a una interacción entre la temperatura y el tamaño corporal, sugiriendo que en los caracoles menores, a pesar de un mayor crecimiento e ingesta, la temperatura no fue favorable para la conversión de alimento en biomasa.

Por más de que todos los tamaños de caracoles pueden promover una reducción considerable de la biomasa de las macrófitas, el forrajeo en *P. canaliculata* es tamaño dependiente, ya que los caracoles pequeños consumen más alimento relativo con respecto a tamaños mayores (Carlsson & Brönmark 2006). En nuestro experimento, la tasa de ingesta de los caracoles manzana dependió, además de la temperatura, de la masa corporal, característica intrínseca de los individuos y ya no del ambiente. Tanto el crecimiento como la ingesta relativa fueron

mayores en organismos pequeños, disminuyendo a medida que la masa corporal aumentó, tal vez por una disminución de la relación superficie-volumen que lleva a que disminuya el área superficial para el intercambio de calor, agua y gases con el ambiente, con respecto al volumen del cuerpo que va a producir o consumir esos recursos (Schmidt-Nielsen 1984).

La tasa de ingesta decrece progresivamente al aumentar la edad de los caracoles, y por ende su tamaño, y es menor en ejemplares machos que en hembras (Tamburi & Martín 2008). Los caracoles más jóvenes, además de tener una mayor tasa de consumo relativa, tienen menores restricciones en su distribución en los sistemas naturales que los adultos, debido a una menor dependencia de la respiración aérea, pudiendo incrementar aún más la presión ejercida sobre la vegetación durante períodos de reclutamiento (Seuffert & Martín 2010). Boland *et al.* (2008) encontraron que juveniles (~2.5 g de peso fresco) consumieron 12 veces más alimento en relación a su biomasa que ejemplares adultos (~24.5 g) a aproximadamente 22 °C. A 25 °C Tamburi & Martín (2008) obtuvieron un consumo para los individuos de 12 mm igual que su propio peso por día, valor muy similar al encontrado en este estudio: 90% a esa temperatura (experimento 1). Asimismo, estos autores encontraron un incremento cuadrático de alimento consumido en un rango de tamaño de 5 a 55 mm de altura (peso no reportado, Tamburi & Martín 2008). Aunque el rango de tamaño estudiado aquí fue más acotado (de 11 a 37 mm), se pudo observar la misma tendencia en el aumento del consumo absoluto de lechuga al aumentar el tamaño corporal (experimento 1).

El patrón se mantiene incluso en regiones donde Pomacea ha sido introducida. Por ejemplo, en caracoles alimentados con la macrófita *Murdannia nudiflora* (Japón) se encontró un crecimiento dependiente del tamaño, registrando un aumento de la conchilla de 120% para caracoles pequeños, y nulo en caracoles mayores a 21 mm luego de 30 días y a 25 °C (Qiu 2011). En Sri Lanka, se encontraron parámetros máximos de consumo de alimento en individuos de menos de 3.0 g, que disminuyeron gradualmente en rangos mayores de tamaño, demostrando así mayores requerimientos energéticos relativos (Ajith-Kumara *et al.* 1999).

La causa más probable de un menor crecimiento es que al aumentar de tamaño los caracoles comienzan a madurar sexualmente, teniendo que invertir en el desarrollo de órganos gonadales, y no solo en aumentar de tamaño (Ajith-Kumara *et al.* 1999). Otros mecanismos no excluyentes incluyen que al envejecer, la rádula de los organismos se desgasta y deteriora progresivamente disminuyendo la ingesta (Brönmark 1989), o a una limitación alométrica en el crecimiento de la sección transversal del tubo digestivo con respecto a la biomasa total de

los organismos (Tamburi & Martin 2008). Un aspecto no considerado en nuestros experimentos, pero que debería tenerse en cuenta en estudios futuros, es que las curvas de crecimiento de machos y hembras son similares hasta su madurez sexual (~25 mm) y luego divergen, siendo mayor el crecimiento en hembras (Estebenet & Cazzaniga 1998).

La temperatura, a través del estímulo que genera sobre la ingesta de alimento de juveniles, puede afectar el tamaño de los organismos y modificar sus ciclos de vida. En la mayoría de los ectotermos, una mayor temperatura lleva a un crecimiento más rápido de los individuos, pero alcanzando tamaños finales menores y desarrollándose sexualmente más tempranamente, pudiendo acortarse los ciclos de vida (Atkinson 1994). Este patrón de reducción en el tamaño corporal se considera una respuesta universal al calentamiento global, junto con la modificación del rango de distribución de las especies y cambios en su fenología (Daufresne *et al.* 2009; Sheridan & Bickford 2011). Bajo condiciones experimentales se ha encontrado que a alta temperatura los caracoles alcanzan más rápido el tamaño asociado a la madurez sexual (Yusa 2004), y a su vez copulan más frecuentemente (Albretch *et al.* 1999). Esto podría llevar a que la época reproductiva se prolongara y ocurriera una mayor cantidad de eventos reproductivos (Estebenet & Cazzaniga 1992), favoreciendo la generación de un número más grande de descendientes a nivel poblacional.

Aumento de temperatura en distintos escenarios de características bióticas

Además de la temperatura y de características individuales, otros factores del ambiente influyen sobre las tasas de consumo y crecimiento a nivel de los individuos. Los requerimientos metabólicos pueden variar entre organismos de tamaño similar sometidos a igual temperatura, aún emparentados filogenéticamente, por diferencias en condiciones ambientales, como la disponibilidad y calidad del alimento (McNeill 1999) así como por diferencias en interacciones bióticas (Berlow *et al.* 2004; Burton *et al.* 2011).

Un aspecto relevante para el desempeño de los organismos es su interacción con otras especies de la comunidad con las que comparte los recursos. La interacción de *P. canaliculata* con otras especies se analizó a nivel de la primer etapa de vida de los caracoles, i.e. individuos neonatos (experimento 2), experimento en el cual también fue de interés analizar las respuestas de las otras dos especies del género interactuantes: *P. maculata* y *P. megastoma*.

Una de las interacciones bióticas más relevantes es la competencia (Begon *et al.* 2006). La competencia con otras especies constituye un fuerte factor regulador del número de

individuos e incluso de especies dentro de un gremio, interactuando estrechamente con la depredación y la estructura y variabilidad del hábitat (Menge & Sutherland 1976). La temperatura puede tener efectos sobre la competencia (Reuman *et al.* 2014), en ocasiones aumentando la ventaja de la especie de mejor desempeño (e.g. truchas, McMahon *et al.* 2007; musgos, Breeuwer *et al.* 2008; e insectos, Lang *et al.* 2012).

En particular, la estructura de los gremios de caracoles de agua dulce depende de las interacciones inter-específicas, principalmente la competencia y depredación sobre etapas tempranas (Turner *et al.* 2007). Estudios previos en caracoles de agua dulce han demostrado que la temperatura puede ser un importante factor estructurador de la competencia, pudiendo modificar la magnitud y dirección de los efectos sobre las distintas especies (Früh *et al.* 2015).

Debido a la alta fecundidad de las especies pertenecientes al género *Pomacea* y la gran cantidad de huevos que depositan (Kyle *et al.* 2013), surge el interés del estudio de etapas tempranas del ciclo de vida y el efecto de la gran abundancia de nuevos individuos en el hábitat en épocas reproductivas. Dentro de las regiones donde las especies de *Pomacea* son introducidas, la gran abundancia de organismos que eclosionan ejerce una intensa presión de propágulo sobre los sistemas (Yamanishi *et al.* 2012), y facilita su dispersión y colonización.

Aunque se encuentran en zonas más localizadas del territorio uruguayo que *P. canaliculata*, tanto *P. maculata* como *P. megastoma* son especies consideradas como frecuentes (Röhrdanz 2014). Las tres especies comparten las mismas cuencas dentro del territorio, y aunque han sido asociadas a cuerpos de agua medianamente distintos (*P. canaliculata* en sistemas de baja o nula velocidad de corriente y *P. megastoma* de alta, con *P. maculata* en ambas condiciones; Röhrdanz 2014), por sus grandes similitudes ecológicas probablemente co-existen, y posiblemente compitan, en sistemas de características intermedias.

A pesar de pertenecer al mismo género y ser similares entre sí, existieron diferencias en el desempeño de las especies según su identidad (experimento 2). La tasa de crecimiento de *P. canaliculata* fue máxima cuando estuvo junto con *P. maculata* y *P. megastoma*, mientras que no varió al estar con *P. maculata* con respecto a su escenario con individuos de la misma especie. La presencia de otras especies parece haber promovido el consumo del recurso, teniendo consecuencias positivas sobre el crecimiento. Para *P. maculata* la respuesta en los tres niveles del factor (i.e. en solitario, con *P. canaliculata* y con *P. canaliculata* + *P.*

megastoma) fue muy similar, mientras que *P. megastoma* redujo su tasa de crecimiento al estar con otras especies.

En la hipótesis planteada inicialmente se preveía una interacción asimétrica entre las especies, donde alguna de ellas se vería desfavorecida debido a un peor desempeño en competencia. No se predecía, sin embargo, que hubiese un mayor crecimiento de alguna de las especies en presencia de organismos de otras especies, con respecto al crecimiento junto con individuos co-específicos. El único antecedente para este tipo de respuesta en las especies trabajadas, i.e. un mayor crecimiento en escenarios inter-específicos, se centra en el estudio del desempeño de ejemplares invasores en presencia de especies nativas (Posch *et al.* 2013). Ejemplares juveniles de *P. maculata*, introducida en EE.UU., tienen mayor tasa de crecimiento cuanto mayor es el número de caracoles nativos (*P. paludosa*) con los que co-existe en un sitio, mientras que éstos reducen el crecimiento en presencia de *P. maculata* (Posch *et al.* 2013).

El patrón se repite para otros géneros de caracoles dulceacuícolas, en las que pareciera existir un fenómeno de facilitación que genera mayores crecimientos de las especies exóticas en presencia de especies nativas (Riley & Dybdahl 2008). Este fenómeno de facilitación se ha dado entre especies invasoras, donde el número de casos de interacciones positivas, como ser mutualismo y comensalismo, superó los casos registrados de interacciones negativas (estudio en los Grandes Lagos, Ricciardi 2001). Cope & Winterbourn (2004), en base a su estudio de interacción entre moluscos invasores dentro de su región nativa (*Potamopyrgus antipodarum* y *Physella acuta*), sugieren que el crecimiento acelerado podría ser una respuesta para llegar a la madurez sexual más rápido y así ser capaces de reproducirse. Este tipo de interacción puede incluso darse entre caracoles y especies taxonómicamente distantes (Brönmark *et al.* 1991; Hertonsson *et al.* 2008).

La respuesta de *P. megastoma* encontrada en este estudio fue de reducir su tasa de crecimiento al compartir el espacio con ejemplares de otras especies, evidenciando competencia por los recursos y una limitante espacial (Chaichana & Sumpan 2014). En cuanto a la temperatura, como se esperaba, su aumento afectó la magnitud de los efectos encontrados. El crecimiento registrado en los tratamientos tanto de las especies solas como en competencia inter-específica se vio reforzado para *P. canaliculata* y *P. maculata* cuando la temperatura fue más alta. En este escenario de co-existencia y a temperatura alta, ambas especies tuvieron una tasa de crecimiento relativa de casi el doble que a temperatura baja. La única especie que se vio desfavorecida por el aumento en la temperatura fue *P. megastoma*.

Su menor crecimiento en presencia de otras especies fue aún más bajo a alta temperatura, siendo ese su escenario con peor desempeño (con otras especies y a alta temperatura). Esta especie ha sido poco investigada en general y no existen registros aún que confirmen su aparición fuera de su rango nativo de distribución. Sin embargo, la probabilidad de que esto suceda y se convierta en una especie invasora es alta (Kyle *et al.* 2013), debido a la alta fecundidad (recientemente descrita para la especie dentro de su rango nativo, R. L. Burks & A. L. Plantz, sin publicar), que permitiría una rápida colonización y dispersión si fuese introducida en hábitats aun no invadidos donde las condiciones fueran favorables para su desarrollo. La mayor sensibilidad de *P. megastoma* frente a ambos factores experimentales (temperatura y presencia de otras especies) podría explicar en parte que la especie aun no haya sido registrada en ambientes exóticos.

Pomacea canaliculata y *P. maculata* son particularmente exitosas en la colonización y dispersión fuera de sus rangos nativos de distribución (Hayes *et al.* 2012), destacándose dentro de las 14 especies de caracoles manzana registradas fuera de su ambiente nativo (Horgan *et al.* 2014). Su tolerancia y buen desempeño frente a temperaturas más altas y el crecimiento acelerado al estar en presencia de otras especies podrían estar implicados en su amplia expansión a nivel mundial y a la eficaz colonización de ambientes una vez que arriban.

Otra de las dimensiones del ambiente esenciales para comprender componentes de la historia de vida de los organismos es la disponibilidad de recursos, que influye sobre rasgos como la edad de maduración, el número de descendientes o el tamaño corporal (Wilbur *et al.* 1974). La actividad de forrajeo de cada organismo depende tanto de la distribución espacial del alimento como de sus patrones de búsqueda y forrajeo intrínsecos (Huston *et al.* 1988). Se predice que esta actividad puede ser ajustada para obtener el máximo éxito, de acuerdo a los costos y beneficios percibidos por los individuos, que a su vez cambian dinámicamente a través del tiempo (Abrams 1991).

Las plantas acuáticas, principal alimento de los caracoles manzana, suelen tener una distribución espacial no homogénea, que depende de la dinámica de los sistemas y sus características morfológicas e hidrológicas (Riis & Biggs 2003). Las macrófitas y su distribución influyen fuertemente la riqueza y abundancia de otras especies de la comunidad, incluso afectando las interacciones entre las mismas (Meerhoff *et al.* 2003; Meerhoff *et al.* 2007). La naturaleza parcheada de las macrófitas hace que contengan desproporcionadamente mayor abundancia de macroinvertebrados que los demás micro-

hábitats (Shupryt & Stelzer 2009). Para moluscos en particular, Chase *et al.* (2001) demostraron a través de un experimento con cinco especies de caracoles dulceacuícolas, que el “parcheamiento” y heterogeneidad del hábitat afectan la riqueza y composición de especies.

En nuestro experimento (experimento 3), los distintos niveles de dispersión espacial del alimento provocaron diferencias en el crecimiento de *P. canaliculata*, siendo la tasa de crecimiento más alta cuando las macrófitas estuvieron agrupadas. Como se planteó en la hipótesis, en este contexto los individuos podrían emplear menos tiempo moviéndose activamente en búsqueda de los recursos, pudiendo destinar más tiempo y energía a la ingesta y consecuentemente generar biomasa. Estos resultados concuerdan con predicciones teóricas clásicas, que establecen que los organismos deberían maximizar su ingesta de alimento en relación a los costos de búsqueda y obtención de los mismos (MacArthur & Pianka 1966). La distribución en parches de las macrófitas en el ambiente promovería, de esta manera, un mayor crecimiento de los caracoles.

A pesar de que *H. verticillata* es una macrófita muy palatable para Pomacea (e.g. Li *et al.* 2009; Wang & Pei 2012; Cruz *et al.* 2015), y a la disponibilidad constante de alimento, el incremento de biomasa de *P. canaliculata* consumiendo hydrilla fue menor en este trabajo que el registrado en trabajos previos (Chaichana & Sumpun 2014; Cruz *et al.* 2015). El crecimiento fue incluso negativo cuando la macrófita estuvo esparcida y la temperatura baja, reflejando un posible escenario adverso para Pomacea.

Posiblemente como respuesta a los mayores requerimientos energéticos a alta temperatura, existió un mayor crecimiento de los caracoles para ambas distribuciones espaciales del alimento. El incremento de la temperatura atenuó, en parte, el efecto negativo que representó para el caracol que el alimento tuviera una distribución esparcida, disminuyendo las diferencias encontradas entre ambos niveles de arreglo espacial (con respecto al escenario a temperatura baja). Fue demostrado previamente que la velocidad de desplazamiento de caracoles adultos aumenta con el aumento de la temperatura (Heiler *et al.* 2008). En nuestro experimento, los caracoles posiblemente fueron capaces de llegar más rápidamente a la fuente de alimento, factor relevante para el crecimiento principalmente en el tratamiento con distribución esparcida, donde debió existir una búsqueda activa del mismo a través del acuario.

La herbivoría por parte de *P. canaliculata* resultó ser el factor de mayor relevancia para la macrófita invasora *Hydrilla* entre los factores analizados (i.e. herbivoría, temperatura y arreglo espacial de fragmentos), por reducir su tasa de crecimiento, y la biomasa de sus fragmentos, brotes y raíces. Además, posiblemente, por la mayor presión de consumo por parte de los caracoles, el crecimiento en el tratamiento agrupado fue más moderado que en el esparcido. Otro efecto registrado del forrajeo fue un aumento en el número de porciones de la macrófita desprendidos de los fragmentos. Esto es de relevancia ya que las porciones liberadas de *Hydrilla* pueden dispersarse y colonizar sitios distantes (Barrat-Segretain *et al.* 1998; Zhang *et al.* 2013; Riis & Sand-Jensen 2006). De esta forma, el consumo, al tener un efecto negativo sobre el crecimiento, modificar la proporción de las distintas estructuras de *Hydrilla* y promover su liberación al ambiente, puede provocar efectos no evidentes sobre el proceso de invasión de esta y otras macrófitas (Umetsu *et al.* 2012). Bajo ambos niveles de herbivoría y en las dos disposiciones espaciales hubo mayor crecimiento de *Hydrilla* a mayor temperatura, evidenciando un escenario favorable para la planta. Un mayor crecimiento a temperaturas altas ha sido registrado tanto en su región nativa (Asia y Australia) como exótica (actualmente en todos los continentes excepto Antártida) (McFarland & Barko 1987; Madsen & Smith 1999; Patel & Kanungo 2012).

Respuestas frente a un evento extremo de disminución del nivel del agua

El otro fenómeno climático analizado en forma experimental, además del aumento de la temperatura ambiente, fue la ocurrencia de eventos extremos, a través de un escenario simulado de desecación (experimento 4). Los modelos de cambio climático prevén un aumento de eventos extremos de precipitaciones y sequías severas en muchas partes del mundo, que van a magnificar la amplitud de las fluctuaciones del nivel del agua en los sistemas acuáticos continentales (IPCC 2007). La duración y frecuencia de dichas fluctuaciones en ecosistemas continentales influye en gran medida sobre las dinámicas físicas de los sistemas y la biota (Leira & Cantonati 2008). Los eventos de sequía, en particular, provocan stress y potencialmente la desaparición de organismos, pudiendo provocar modificaciones ecológicas drásticas en los sistemas (Ferreira *et al.* 1999; Bond *et al.* 2008).

Los resultados obtenidos sugieren que *P. canaliculata* puede sobrevivir exitosamente largos períodos de desecación (experimento 4). Aún más relevante en términos de persistencia poblacional, las hembras sobrevivieron un tiempo mayor que los machos y los ejemplares retomaron sus actividades normales dentro de las siguientes 24 horas de devueltos al agua.

Además de sugerir alta supervivencia, el experimento confirmó la alta resiliencia de *Pomacea* luego de finalizado el disturbio provocado por la desecación. Mientras que Giraud-Billoud *et al.* (2011) demostraron la supervivencia de los individuos a eventos de desecación aérea, nuestro estudio (más extenso) demostró la exitosa recuperación a nivel poblacional, ya que algunos ejemplares expuestos a desecación se aparearon y depositaron huevos luego de la re-inmersión. Varias hembras produjeron puestas de huevos en dos de las poblaciones experimentales luego de la reanimación, que eclosionaron y sobrevivieron por varios meses confirmando la viabilidad de los descendientes. La alta fecundidad y eficiencia de eclosión de las crías dentro del género *Pomacea* (Barnes *et al.* 2008; Kyle *et al.* 2013) implica que, aún si un pequeño número de hembras sobrevive, la población probablemente continúe su crecimiento (Keller *et al.* 2007). Como la alta fecundidad y la habilidad de reproducirse a bajas densidades facilitan la resiliencia poblacional y el retorno a un estado estable ecológicamente funcional (Holling 1973), la exitosa reanimación y reproducción observadas confirman la naturaleza altamente resiliente de *Pomacea*, en este caso frente a eventos de sequía.

Los resultados también sugieren variación en la tolerancia a la desecación entre *Pomacea* y otros gastrópodos operculados (Collas *et al.*, 2014), con *Pomacea* mostrando mayor resistencia. La supervivencia de los caracoles manzana en nuestro estudio (~40% en 6 semanas) excedió significativamente la supervivencia de otros moluscos en estudios de desecación aérea (Collas *et al.* 2014; Yoshida *et al.* 2014), para los tres casos considerados (machos, hembras y población total). En contraste, *P. paludosa*, nativa de Florida (EE.UU.), exhibió una tasa de supervivencia de 70% luego de 12 semanas de un evento simulado de desecación (Darby *et al.* 2008).

La habilidad de resistir y responder a estresores ambientales juega un rol importante en la determinación de la diversidad y distribución de especies, en particular considerando el escenario actual de cambio climático, entre otros cambios globales (Woodward *et al.* 2010; Jeppesen *et al.* 2014). Las alteraciones del ambiente llevan a que en última instancia existan cambios en la estructura comunitaria y pueden incrementar la probabilidad de extinción de taxa no móviles (Bogan *et al.* 2015; Mouthon & Daufresne 2015).

En el caso de los caracoles manzana, los hallazgos enfatizan la naturaleza adaptativa del comportamiento de enterramiento. El enterramiento reduce el riesgo de depredación (Stevens *et al.* 2002), y también protege contra estresores abióticos, especialmente cuando las

fluctuaciones en el nivel del agua transforman áreas generalmente inundadas en expuestas al aire, y viceversa (Evtimova & Donohue 2015). La combinación de adaptaciones fisiológicas y respuestas comportamentales contribuye a aumentar la tolerancia a la desecación de los moluscos (Gough *et al.* 2012; Poznańska *et al.* 2015) y demuestra la naturaleza anfibia de los caracoles manzana en particular (Hayes *et al.* 2009).

Contrarrestando la movilidad limitada, las adaptaciones como la presencia de opérculo y el enterramiento, favorecen el éxito global de Pomacea (Hayes *et al.* 2015). Particularmente, el opérculo delgado y flexible de *P. canaliculata* es muy efectivo en sellar la conchilla y evitar la pérdida de agua (Hayes *et al.* 2012). Períodos extensos de sequías van a favorecer a aquellos organismos, como los caracoles manzana, que exhiban múltiples mecanismos para combatir el estrés de la desecación (Bogan *et al.* 2015). La tolerancia al estrés en general está implicada en el éxito de muchas especies invasoras, especialmente de moluscos de agua dulce (Havel 2011; Weir & Salice 2012), en muchos casos interactuando con otros rasgos adaptativos como ser plasticidad en la dieta y alta fecundidad (Kolar & Lodge 2001; Sakai *et al.* 2001). Esto podría alterar las distribuciones ante el cambio climático (Woodward *et al.* 2010; Cordellier *et al.* 2012). La habilidad de resistir la desecación y la alta resiliencia poblacional luego de eventos de sequía parcialmente da cuenta del éxito de Pomacea como invasora expandiéndose a nivel global.

Implicancias del cambio climático sobre el desempeño de *P. canaliculata* dentro de su ambiente nativo y en regiones donde es invasora.

La biodiversidad de los sistemas acuáticos continentales podría estar disminuyendo a tasas mucho más altas que en los ecosistemas terrestres (Sala *et al.* 2000). La escasez de estudios a nivel de ecosistema y la dificultad de detectar algunos impactos, muchas veces sutiles e indirectos, hacen suponer que los sistemas impactados son más frecuentes que lo asumido hoy en día (Simberloff 2011), en particular, dada la vulnerabilidad de los sistemas dulceacuícolas (Woodward *et al.* 2010; Moss *et al.* 2011; Meerhoff *et al.* 2012).

Las modificaciones en el clima (IPCC 2007) pueden afectar a las especies y su uso de los recursos, teniendo potenciales consecuencias en los procesos de invasión biológica (Dukes & Mooney 1999; Rahel & Olden 2008). A su vez, junto con factores históricos y otras variables ambientales, las condiciones climáticas, entre ellas el régimen de temperatura, determinan los límites de distribución de los organismos, y al modificarse se pueden crear nuevas zonas

potencialmente habitables por especies que estaban limitadas térmicamente (Darrigran *et al.* 2011; Nori *et al.* 2011).

Los cambios que sufran los ecosistemas acuáticos afectarán no solo el “pool” de especies potencialmente invasoras, sino también la probabilidad de que las mismas se establezcan de forma permanente (Rahel & Olden 2007). Frente a este contexto de aumento de temperatura ambiente (tanto en las medias como valores extremos), las especies locales pueden disminuir su nivel de adaptación a las nuevas condiciones del ambiente, convirtiendo a las especies invasoras en mejores competidoras (Walther *et al.* 2009). Existen numerosos registros recientes de extinciones locales y, por otro lado, de especies ampliando su rango de distribución a causa del cambio climático en varias zonas del planeta (e.g. Dulvy *et al.* 2008; Raitos *et al.* 2010), probablemente incrementando los problemas ecológicos y económicos a medida que aumenta la frecuencia de los eventos exitosos de invasión (Willis *et al.* 2010). En particular, se prevé un aumento en el número de especies exóticas potencialmente invasoras en sistemas de altas latitudes, siguiendo el aumento de temperatura (Heino *et al.* 2009).

Los estudios que analizan a las especies en sus regiones nativas y exóticas de distribución, permiten establecer patrones que colaboren en el entendimiento del proceso invasor (Hierro *et al.* 2005). Dentro de su región nativa, más específicamente Argentina, *P. canaliculata* ha sido catalogada como “inofensiva e inútil” (Cazzaniga 2006). A pesar de ser una especie abundante en variados tipos de cultivos acuáticos, por el momento no existen reportes científicos de Pomacea afectando a la agricultura (Cazzaniga 2006), ni reduciendo de manera significativa la biomasa de macrófitas en sistemas naturales. Sin embargo, modificaciones en la temperatura media podrían provocar que se alteren las condiciones bajo las cuales la población de la especie está en equilibrio con el ambiente. Ante un aumento en la temperatura, la respiración aumenta relativamente más que la producción (López-Urrutia *et al.* 2006), ya que el metabolismo heterótrofo es más sensible a la temperatura que el autótrofo. Esto ocasionaría un fuerte control sobre los recursos por parte de los consumidores (O’Connor *et al.* 2009), que precisarían ingerir más alimento para satisfacer sus necesidades. De esta manera, al acelerarse más el metabolismo de los consumidores, se produce un decrecimiento de la relación consumidor/productor (Linderman 1942), en algunos casos produciendo un desajuste temporal con los productores (Woodward *et al.* 2010), incluso variaciones estacionales asociadas a cambios en las condiciones ambientales (Kratina *et al.* 2012).

Este mayor consumo no sería tan drástico dentro de la región nativa donde hay depredadores locales de caracoles manzana que impactan fuertemente en su dinámica poblacional (Heiler *et al.* 2008). En las regiones exóticas colonizadas, suelen estar ausentes los factores que típicamente controlan su población en el área nativa (Du *et al.* 2007), como los depredadores naturales, entre otras.

La presión de herbivoría ejercida por *P. canaliculata* en regiones exóticas, donde sus depredadores son escasos y poco efectivos (Yoshie & Yusa 2008), puede reducir la riqueza y cobertura de las macrófitas acuáticas, e incluso promover un “cambio catastrófico” en algunos ecosistemas (Carlsson *et al.* 2004). Si el consumo de vegetación acuática fuera muy alto, podría llegar a promoverse el pasaje de un estado de aguas claras con dominio de plantas acuáticas a un estado turbio dominado por algas y cianobacterias planctónicas (Scheffer *et al.* 2001). Además, como consecuencia de los mayores requerimientos alimenticios, a mayor temperatura puede aumentar el daño que *P. canaliculata* actualmente ocasiona en varios cultivos (Heiler *et al.* 2008), como en Asia a cultivos de soja y arroz (Teo 2004; Wada *et al.* 2004). La magnificación de los efectos causados por pestes de cultivos debido al aumento de temperatura, es uno de los factores de mayor relevancia en el análisis de la futura vulnerabilidad que tendrá la agricultura frente a los cambios globales (Rosenzweig *et al.* 2001).

Además de mayores tasas de consumo, el rango de temperatura habitable de *P. canaliculata* se podría extender debido a los efectos del cambio climático. La temperatura media más alta y el incremento en las precipitaciones predichas, podrían favorecer el establecimiento de poblaciones viables en nuevas áreas (Darrigran *et al.* 2011), particularmente considerando la capacidad de resistencia y recuperación de los caracoles frente a eventos extremos (Wada & Matsukura 2011; Yoshida *et al.* 2014; Glasheen *et al.* sometido-esta tesis).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Además de su relevancia por los efectos directos que provoca sobre los organismos, queda en evidencia que los efectos de cambios en la temperatura son complejos, moderando o potenciando los efectos de otros factores ambientales, tanto físicos como biológicos. Estos resultados reafirman el interés de combinar factores ambientales (temperatura), con factores biológicos (tamaño corporal, presencia de competidores, recursos, etc.) para comprender la importancia de *P. canaliculata* en los ambientes acuáticos, tanto dentro de su ambiente nativo como en sitios donde ha sido introducida.

Los resultados obtenidos en la presente tesis constituyen los primeros aportes experimentales sobre el desempeño de ejemplares de la especie *P. canaliculata* procedentes de parte de su rango nativo de distribución muy poco estudiada, frente a distintos escenarios climáticos y ambientales. Aunque se analizaron sólo algunos aspectos que podrían influenciar dicho desempeño, la inclusión de varios experimentos buscó dar una visión más global de distintos aspectos ecológicos de *P. canaliculata*.

En este trabajo se resalta el potencial de los experimentos analizando interacciones a corto plazo, tanto negativas como positivas, con el objetivo último de contribuir a predecir los efectos a escala poblacional y comunitaria. Las limitantes de la aproximación utilizada constituyen la reducida escala espacial y temporal de los experimentos, y la simplificación extrema de la realidad. En futuros estudios se podría aumentar la complejidad de los experimentos y aproximarse en mayor medida a las condiciones naturales (e.g. diferenciando entre machos y hembras, uso de volúmenes mayores de agua en los acuarios y otros niveles de complejidad de hábitat, análisis de un número mayor de interacciones bióticas, entre otros).

Los experimentos de micro y mesocosmos como los realizados, constituyen una de las herramientas, actualmente muy empleada, en el análisis de los efectos del cambio climático y en particular del calentamiento. Los mismos tienen la particularidad e importante ventaja de permitir detectar efectos directos entre variables y así determinar la importancia de distintos mecanismos ecológicos sobre los procesos de interés (Stewart *et al.* 2013). Sin embargo, el estudio del cambio climático y sus consecuencias sobre los sistemas acuáticos debe incluir múltiples aproximaciones que se complementen, y que en combinación generen resultados congruentes. Aproximaciones complementarias para el estudio del desempeño de *P. canaliculata* incluyen muestreos y monitoreos sistemáticos, experimentos de campo en

distintos escenarios climáticos, generación de modelos de nicho y modelos matemáticos, mapas de distribución real y potencial ante cambios ambientales, entre otros.

Por último, queda en evidencia el gran potencial de *P. canaliculata* como especie modelo de estudio debido a ser fácil de mantener y criar en condiciones de laboratorio, y por poseer propiedades que la hacen adecuada para experimentación. Asimismo, es una especie nativa de amplia distribución y posee un contexto invasor que hace que sea de interés a nivel mundial. La familia Ampullariidae en conjunto provee de un excelente modelo para responder preguntas sobre biodiversidad, conservación, filogeografía, genética y ecología.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrams P. A. 1991. Life history and the relationship between food availability and foraging effort. *Ecology* 72: 1242-1252.
- Ajith Kumara P. A. D., Chandrasekara W. U. & Costa H. H. 1999. Effect of crowding, food quality and body size on food utilization of the exotic snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck), a potential pest of rice in Sri Lanka. *Sri Lanka Journal of Aquatic Sciences* 4: 23-39.
- Albrecht E. A., Carreño N. B. & Castro-Vazquez A. 1999. A quantitative study of environmental factors influencing the seasonal onset of reproductive behaviour on the South American apple-snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Journal of Molluscan Studies* 65: 241-250.
- Angilletta M. J., Steury T. D. & Sears M. W. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology* 44: 498-509.
- Araújo M. & Luoto M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 743-753.
- Arocena R. 1996. La comunidad bentónica como indicadora de zonas de degradación y recuperación en el arroyo Toledo (Uruguay). *Revista de Biología Tropical* 44: 659-671.
- Atkinson D. 1994. Temperature and organism size: A biological law for ectotherms? *Adv. Ecol. Res.* 25: 1-58.
- Barnes M. A., Fordham R. K. & Burks R. L. 2008. Fecundity of the exotic applesnail, *Pomacea insularum*. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 738-745.
- Barrat-Segretain M-H., Gudrun B. & Hering-Vilas-Bôas A. 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquatic Botany* 60: 201-211.
- Begon M, Harper J, Townsend C. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4ta ed. Oxford, UK: Blackwell.
- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W. & Courchamp F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365-377.
- Berlow E., Neutel A., Cohen J., De Ruiter P., Ebenman B., Emmerson M., Fox J., Jansen V., Jones J., Kokkoris G., Logofet D., Mckane A., Montoya J. & Petchey O. 2004. Interactions strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73: 585-598.
- Bogan M. T., Boersma K. & Lytle D. A. 2015. Resistance and resilience of invertebrate communities to seasonal and suprasedasonal drought in arid-land headwater streams. *Freshwater Biology* 60: 2547-2558.

- Boland B. B., Meerhoff M., Fosalba C., Mazzeo N., Barnes M. A. & Burks R. L. 2008. Juvenile snails, adult appetites: contrasting resource Consumption between two species of applesnails (*Pomacea*). *Journal of Molluscan Studies* 74: 47–54.
- Bond N. R., Lake P. S. & Arthington A. H. 2008. The impacts of drought on freshwater ecosystems: an Australian perspective. *Hidrobiologia* 600: 3-16.
- Borteiro C., Gutiérrez F., Tedros M. & Kolenc F. 2009. Food habits of the Broad-snouted Caiman (*Caiman latirostris*: Crocodylia, Alligatoridae) in northwestern Uruguay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 44: 31-36.
- Brauns M., Garcia X. F. & Pusch M. T. 2008. Potential effects of water-level fluctuations on littoral invertebrates in lowland lakes. In: *Ecological Effects of Water-Level Fluctuations in Lakes* Springer Netherlands, pp. 5-12.
- Breeuwer A., Heijmans M. M. P. D., Robroek B. J. M. & Berendse F. 2008. The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species. *Oecologia* 156: 155-167.
- Brönmark C. 1989. Interactions between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: a review. *Journal of Molluscan Studies* 55: 299-311.
- Brönmark C., Rundle S. D. & Erlandsson A. 1991. Interactions between freshwater snails and tadpoles: competition and facilitation. *Oecologia* 87: 8-18.
- Brook B. W., Sodhi N. S. & Bradshaw C. J. A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 453-460.
- Brown J. & Gillooly J. 2003. Ecological food webs: high-quality data facilitate theoretical unification. *PNAS* 100: 1467-1468.
- Brown J., Gillooly J., Allen A., Savage V. & West G. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Brown J., Sibly R. & Kodric-Brown A. 2012. Introduction: Metabolism as the basis for a theoretical unification of ecology. En: Sibly R., Brown J. & Kodric-Brown A. *Metabolic ecology: a scaling approach*. Wiley-Blackwell. pp. 1-8.
- Burlakova L., Karatayev A., Padilla D., Cartwright L. & Hollas D. 2008. Wetland restoration and invasive species: apple snail (*Pomacea insularum*) feeding on native and invasive aquatic plants. *Society for Ecological Restoration International* 17: 433-440.
- Burton T., Killen S., Armstrong J. & Metcalfe N. 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proceedings of the Royal Society B* 278: 3465-3473.
- Carlsson N. O. L., Brönmark C. & Hansson L. A. 2004. Invading herbivory: the golden apple snail alters ecosystem functioning in asian wetlands. *Ecology* 85: 1575-1580.
- Carlsson N. O. L. & Brönmark C. 2006. Size-dependent effects of an invasive herbivorous snail (*Pomacea canaliculata*) on macrophytes and periphyton in Asian wetlands. *Freshwater Biology* 51: 695-704.
- Carpenter S. R., Fisher S. G., Grimm N. B. & Kitchell J. F. 1992. Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 23: 119-139.
- Carter J. L. & Resh V. H. 2001. After site selection and before data analysis: sampling, sorting, and laboratory procedures used in stream benthic macroinvertebrate monitoring programs by USA state agencies. *Journal of the North American Benthological Society* 20: 658-682.
- Cazzaniga N. 2002. Old species and new concepts in the taxonomy of *Pomacea* (Gastropoda: Ampullariidae) *BIOCELL* 26: 71-81

- Cazzaniga N. 2006. *Pomacea canaliculata*: Harmless and Useless in Its Natural Realm (Argentina). Global Advances in Ecology and Management of Golden Apple Snails. Nueva Ecija: Phillipine Rice Research Institute, pp. 37-60.
- César I. I., Martín S. M., Rumi A. & Tassara M. 2012. Mollusks (Gastropoda and Bivalvia) of the Multiple-Use Reserve Martín García Island, Río de la Plata River: biodiversity and ecology. Brazilian Journal of Biology 72: 121-130.
- Chaichana R. & Sumpun T. 2014. The potential ecological impact of the exotic snail *Pomacea canaliculata* on the Thai native snail *Pila scutata*. ScienceAsia 40: 11–15.
- Chase J. M., Wilson W. G. & Richards S. A. 2001. Foraging trade-offs and resource patchiness: theory and experiments with a freshwater snail community. Ecology Letters 4: 304-312.
- Chevin L.-M., Lande R. & Mace G. M. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. PLoS Biology 4: 1-8.
- Clarke A. & Johnston N. M. 1999. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. Journal of Animal Ecology 68: 893-905.
- Collas F. P. L., Koopman K. R., Hendriks A. J., Van der Velde G., Verbrugge L. N. H. & Leuven R. S. E. W. 2014. Effects of desiccation on native and non-native molluscs in rivers. Freshwater Biology 59: 41-55.
- Collier K., Demetras N., Duggan I. & Johnston T. 2010. Wild record of an apple snail in the Waikato River, Hamilton, New Zealand, and their incidence in freshwater aquaria. New Zealand Natural Sciences 36: 1-9.
- Coops H., Berklioglu. & Crisman T. L. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions. Hydrobiologia 506–509: 23–27.
- Cope N. J. & Winterbourn M. J. 2004. Competitive interactions between two successful molluscan invaders of freshwaters: an experimental study. Aquatic Ecology 38: 83-91.
- Cordellier M., Pfenninger A., Streit B. & Pfenninger M. 2012. Assessing the effects of climate change on the distribution of pulmonate freshwater snail biodiversity. Marine Biology 159: 2519-2531.
- Cowie R. 1998. Patterns of introduction of non-indigenous non-marine snails and slugs in the Hawaiian Islands. Biodiversity and Conservation 7: 349-368.
- Cowie R. 2002. Apple snail (Ampullaridae) as agricultural pests: their biology, impacts and management. En: Barker G. (Ed.) Molluscs as Crop Pests. CABI Publishing, Reino Unido, pp. 145-192.
- Cruz C., Silva A. F., Venturini F. P., Garlich N., Pitelli R. L. C. M. & Pitelli R. A. 2015. Food preference and consumption of aquatic macrophytes submerged by snail *Pomacea canaliculata*. Planta Daninha 33: 433-439.
- Culver S. & Rawson P. 2004. Biotic response to global change: The last 145 million years. Cambridge University press, Cambridge, U.K., pp. 501.
- Darby P. C., Bennetts R. E. & Percival H. F. 2008. Dry down impacts on apple snail (*Pomacea paludosa*) demography: implications for wetland water management. Wetlands 28: 204-214.
- Darrigran G., Damborenea C. & Tambussi A. 2011. *Pomacea canaliculata* (Mollusca, Gastropoda) in Patagonia: potential role of climatic change in its dispersion and settlement. Brazilian Journal of Biology 71: 8-13.
- Davis M. A., Grime P. & Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. Journal of Ecology 88: 528-534.
- Di Persia D. H. & Olazarri J. 1986. The Uruguay River system. En: The ecology of river systems. Davies B. R. & Walker K. F (Eds.). Springer Science & Business Media, B. V. pp: 599-630.
- Dillon M., Wang G. & Huey R. 2010. Global metabolic impacts of recent climate warning. Nature 467: 704-706.

- Draufresne M., Lengfellner K. & Sommer U. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12788–12793.
- Du L., Davies J., Chen X., Cui G. & Yang J. 2007. A record of the invasive Golden Apple Snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck 1819) at Black Dragon Spring, Dianchi Basin. *Zoological Research* 28: 325-328.
- Dukes J. & Mooney H. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution* 14: 135-139.
- Dulvy N., Rogers S., Jennings S., Stelzenmüller V., Dye S. & Skoldal H. 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology* 45: 1029-1039.
- Dutra F., Schuch L. F. D., Delucchi E., Curcio B. R., Coimbra H., Raffi M. B., Dellagostin O. & Riet-Correa F. 2001. Equine monocytic Ehrlichiosis (Potomac horse fever) in horses in Uruguay and southern Brazil. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* 13: 433-437.
- Estebenet A. L. & Cazzaniga N. J. 1992. Growth and demography of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) under laboratory conditions. *Malacological Review* 25: 1-12.
- Estebenet A. L. & Cazzaniga N. J. 1998. Sex-related differential growth in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *J. Moll. Stud.* 64: 119-123.
- Evtimova, V. V., & Donohue, I. 2016. Water-level fluctuations regulate the structure and functioning of natural lakes. *Freshwater Biology* 61: 251-264.
- Ewel J., O'Dowd D., Bergelson J., Daehler C., D'Antonio C., Gómez L., Gordon D., Hobbs R., Holt A., Hopper K., Hughes C., LaHart M., Leakey R., Lee W., Loope L., Lorence D., Louda S., Lugo A., McEvoy P., Richardson D. & Vitousek P. 1999. Deliberate introductions of species: research needs. *BioScience* 49: 619-630.
- Früh D., Haase P. & Stoll S. 2015. Temperature drives asymmetric competition between alien and indigenous freshwater snails (*Physa acuta* vs. *Physa fontinalis*). N° e1227. *PeerJ PrePrints* 1-25.
- Gillooly J., Brown J., West G., Savage V. & Charnov E. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- Giraud-Billoud M., Abud M.A., Cueto J.A., Vega I.A. & Castro-Vasquez A. (2011) Uric acid deposits and estivation in the invasive apple-snail *Pomacea canaliculata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 158: 506-512.
- Glasheen, P. M., C. Calvo, M. Meerhoff, K. A. Hayes & R. L. Burks. Sometido. Staying alive: desiccation tolerance and recovery in three *Pomacea* spp. following experimental dry down.
- Glazier D. S. 2005. Beyond the '3/4-power law': variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological Reviews* 80: 611-662.
- Gough H. M., Landis A. M. G. & Stoeckel J. A. 2012. Behaviour and physiology are linked in the responses of freshwater mussels to drought. *Freshwater Biology* 57: 2356-2366.
- Grabowski J., Hughes A. & Kimbro D. 2008. Habitat complexity influences cascading effects of multiple predators. *Ecology* 89: 3413-3422.
- Guppy M. & Withers P. 1999. Metabolic depression in animals: physiological perspectives and biochemical generalizations. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 74: 1-40.
- Havel J. E. 2011. Survival of the exotic Chinese mystery snail (*Cipangopaludina chinensis malleata*) during air exposure and implications for overland dispersal by boats. *Hydrobiologia* 668: 195-202.
- Hayes K., Cowie R. H. & Thiengo S. C. 2009. A global phylogeny of apple snails: Gondwanan origin, generic relationships, and the influence of outgroup choice (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 61-76.

- Hayes K., Cowie R. H., Thiengo S. C. & Strong E. 2012. Comparing apples with apples: clarifying the identities of two highly invasive Neotropical Ampullariidae (Caenogastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 723-753.
- Hayes K., 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., 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.
- Heiler K., von Oheimb P., Ekschmitt K. & Albrecht C. 2008. Studies on the temperature dependence of activity and on the diurnal activity rhythm of the invasive *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Museum für Tierkunde Dresden. Mollusca* 26: 73-81.
- Heino J., Virkkala R. & Toivonen H. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84: 39-54.
- Hertonsson P., Abjörnsson K. & Brönmark C. 2008. Competition and facilitation within and between a snail and a mayfly larva and the effect on the grazing process. *Aquatic Ecology* 42: 669-677.
- Hof C., Levinsky I., Araújo M. B. & Rahbek C. 2011. Rethinking species'ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biology* 17: 2987-2990.
- Holling C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- 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.
- Howells R. & Smith J. 2002. Status of the applesnail *Pomacea canaliculata* in the United States. En: Wada T., Yusa Y. & Joshi R. Proceedings of a Special Working Group on the golden apple snail (*Pomacea* spp.). Seventh International Congress on Medical and Applied Malacology, Los Baños, Philippines, pp. 86-96.
- Huey R., Kearney M., Krockenberger A., Holtum J., Jess M. & Williams S. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behavior, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 1665-1679.
- Huston M., DeAngelis D. & Post W. 1988. New Computer Models Unify Ecological Theory. *BioScience* 38: 682-691.
- Ichinose K. 2002. Influence of age and body size on alarm responses in a freshwater snail *Pomacea canaliculata*. *Journal of Chemical Ecology* 28: 2017-2028.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Jeppesen, E., Meerhoff M., Davidson T. A., Trolle D., Søndergaard M., Lauriden T. L., Beklioglu M., Brucet Balmaña B., Volta P., González-Bergonzoni I. & Nielsen A. 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *Journal of Limnology* 73: 88-111.
- Keller R. P., Drake J. M. & Lodge D. M. 2007. Fecundity as a basis for risk assessment of nonindigenous freshwater molluscs. *Conservation Biology* Volume 21: 191-200.
- Kennedy T. A., Naeem S., Howe K. M., Knops J. M. H., Tilman D. & Reich P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636-638.
- Kleiber M. 1932. Body size and metabolism. *California Agricultural Experiment Station*: 6: 315-353.
- Kleiber M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiological reviews* 27: 511-541.

- Kolar C. S. & Lodge D. M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 199-204.
- Kovalenko K., Thomaz S. & Warfe D. 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1-17.
- Kratina P., Greig H., Thompson P., Carvalho-Pereira T. & Shurin J. 2012. Warming modifies trophic cascades and eutrophication in experimental freshwater communities. *Ecology* 93: 1421-1430.
- Kundzewicz Z. W., Mata L., Arnell N. W., Döll P., Jimenez B., Miller K., Oki T., Sen Z. & Shiklomanov I. 2008. The implications of projected climate change for freshwater resources and their management. *Hydrological Sciences Journal* 53: 3-10.
- Kwong K., Dudgeon D., Wong, P. & Qiu, J.-W. 2010. Secondary production and diet of an invasive snail in freshwater wetlands: implications for resource utilization and competition. *Biological Invasions* 12: 1153-1164
- Kyle C. H., Plantz A. L., Shelton T. & Burks R. L. 2013. Count your eggs before they invade: identifying and quantifying egg clutches of two invasive apple snail species (Pomacea). *PLoS ONE* 8: 1-11.
- Lach L., Britton D., Rundell R. & Cowie R. 2000. Food preference and reproductive plasticity in an invasive freshwater snail. *Biological Invasions* 2: 279-288.
- Lang B., Rall B. C. & Brose U. 2012. Warming effects on consumption and intraspecific interference competition depend on predator metabolism. *Journal of Animal Ecology* 81: 516-523.
- Leira M. & Cantonati M. 2008. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography. *Hydrobiologia* 613: 171-184.
- Li K-Y., Liu Z-W., Hu Y-H. & Yang H-W. 2009. Snail herbivory on submerged macrophyte and nutrient release: implications for macrophyte management. *Ecological Engineering* 35: 1664-1667.
- Linderman R. 1942. The trophic-dynamics aspects of ecology. *Ecology* 23: 399-417.
- López-Urrutia A., San Martín E., Harris R. & Irigoien X. 2006. Scaling the metabolic balance of the oceans. *PNAS* 103: 8739-8744.
- MacArthur R. H. & Pianka E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100: 603-609.
- Madsen J. D. & Smith D. H. 1999. Vegetative spread of dioecious *Hydrilla* colonies in experimental ponds. *Journal of Aquatic Plant Management* 37: 25-29.
- Marengo J. A., Jones R., Alves L. M. & Valverde M. C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology* 29: 2241-2255.
- Marwoto R. & Isnaningsih N. 2011. Notes on the distribution of invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) and *P. insularum* (D'Orbigny, 1835) in Indonesia. *Biotropia* 18: 123-128.
- Matsukura K., Tsumuki H., Izumi Y. & Wada T. 2008. Changes in chemical components in the freshwater apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), in relation to the development of its cold hardiness. *Cryobiology* 56: 131-137.
- McFarland D. G. & Barko J. W. 1987. Effects of temperature and sediment type on growth and morphology of monoecious and dioecious *Hydrilla*. *Journal of Freshwater Ecology* 4: 245-252.
- McKinney M. L., Schoch R. M. & Yonavjak L. 2007. *Environmental Science: systems and solutions*. Jones and Bartlett Publishers. pp. 56-93.
- McMahon T. E., Zale A. V., Barrows F. T., Selong J. H. & Danehy R. J. 2007. Temperature and competition between bull trout and brook trout: a test of the elevation refuge hypothesis. *Transactions of the American Fisheries Society* 136:1313-1326.

- McNeill R. 1999. Energy for animal life. Oxford University Press. pp. 174
- Meerhoff M., Mazzeo, N., Moss, B., & Rodríguez-Gallego, L. 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology* 37: 377-391.
- Meerhoff M. 2006. The structuring role of macrophytes on trophic dynamics in shallow lakes under a climate warming scenario. PhD thesis. Dept. of Biological Sciences, University of Aarhus and Dept. of Freshwater Ecology, NERI. National Environmental Research Institute, Denmark. 156 pp.
- Meerhoff M., Clemente J. M., Teixeira de Mello F., Iglesias C., Pedersen A. R., Jeppesen E. 2007. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology* 13: 1888-1897.
- Meerhoff M., Teixeira-de Mello F., Kruk C., Alonso C., Gonzalez Bergonzoni I., Pacheco J. P., Lacerot G., Arim M., Beklioglu M., Balmana S. B., Goyenola G., Iglesias C., Mazzeo N., Kosten S. & Jeppesen, E., 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Adv. Ecol. Res.* 46: 259-349.
- Menge B. A. & Sutherland J. P. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist* 110: 351-369.
- Mochida O. 1988. Nonseed borne rice rests of quarantine importance. En: Rice seed health: Proceedings of the International Workshop on Rise Seed Health. International Rice Research Institute. Manila, Philippines. pp. 117-129.
- Morelli E. & Verdi A. 2014. Diversidad de macroinvertebrados acuáticos en cursos de agua dulce con vegetación ribereña nativa de Uruguay. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 1160-1170.
- Mortelliti A., Amori G. & Boitani L. 2010. The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future research. *Oecologia* 163: 535-547.
- Moss B., Kosten S., Meerhoff M., Battarbee R. W., Jeppesen E., Mazzeo N., Havens K., Lacerot G., Liu Z., De Meester L., Paerl H. & Scheffer M. 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters* 1: 101-105.
- Mouthon J. & Daufresne, M. 2015. Resilience of mollusc communities of the River Saone (eastern France) and its two main tributaries after the 2003 heat wave. *Freshwater Biology* 60: 2571-2583.
- Nagy K. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57: 111-128.
- Nori J. Urbina-Cardona N. Loyola R. Lescano J. & Leynaud G. 2011. Climate change and merican bullfgog invasión: what could we expect in South America? *PLoS ONE* 6: 1-8.
- O'Connor M. 2009. Warming strengthens an herbivore-plant interaction. *Ecology* 90: 388-398.
- Oscoz J. Tomás P. & Durán C. 2010. Review and new records of non-indigenous freshwater invertebrates in the Ebro River basin (Northeast Spain). *Aquatic Invasions* 5: 263-284.
- Patel D. K. & Kanungo V. K. 2012. Study on growth, potential utility and N.P.P. of a submerged aquatic plant *Hydrilla verticillata* Casp. *Journal of Experimental Sciences* 3: 48-50.
- Petchey O., Beckerman A., Riede J. & Warren P. 2008. Size, foraging, and food web structure. *PNAS* 105: 4191-4196.
- Ponce de León R. & Volonterio O. 2003. First description of collar receptors in Temnocephalidae (Platyhelminthes). *Acta Zoologica (Stockholm)* 84: 155-160.
- Posch H., Garr A. L. & Reynolds E. 2013. The presence of an exotic snail, *Pomacea maculata*, inhibits growth of juvenile Florida apple snails, *Pomacea paludosa*. *Journal of Molluscan Studies* 1-3.

- Poznańska M., Goleniewska D., Gulanicz T., Kakareko T., Jermacz Ł. & Kobak J. 2015 Effect of substratum drying on the survival and migrations of a freshwater pulmonate snail *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia* 747: 177-188.
- Qiu J. W., Chan M. T., Kwong K. L. & Sun J. 2011. Consumption, survival and growth in the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata*: does food freshness matter? *Journal of Molluscan Studies* 0: 1-7.
- Rabello da Silva A. & Figueiredo M. R. C. 2014. Effect of temperature on the predation rate of the pearl cichlid (*Geophagus brasiliensis*) on the channeled applesnail (*Pomacea canaliculata*). *Latin American Journal of Aquatic Research* 42: 1056-1062.
- Rahel F. & Olden J. 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* 22: 521-533.
- Raitsos D., Beaugrand G., Georgopoulos D., Zenetos A., Pancucci-Papadopoulou A., Yheocharis A. & Paphanassiou E. 2010. Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography* 55: 1478-1484.
- Reuman D. C., Holt R. D., Yvon-Durocher G. 2014. A metabolic perspective on competition and body size reductions with warming. *Journal of Animal Ecology* 83: 59-69.
- Riis T. & Biggs B. J. F. 2003. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1488-1497.
- Riis T. & Sand-Jensen K. 2006. Dispersal of plant fragments in small streams. *Freshwater Biology* 51: 274-286.
- Riley L. A. & Dybdahl M. F. 2008. Invasive species impact: asymmetric interactions between invasive and endemic freshwater snails. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 509-520.
- Robinson W. R., Peters R. H. & J. Zimmermann J. 1983. The effects of body size and temperature on metabolic rate of organisms. *Canadian Journal of Zoology* 61: 281-288.
- Rocciardi A. 2001. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasional meltdown” occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 2513–2525.
- Rockström J., Steffen W., Noone K. Persson A., Chapin F. S., Lambin E., Lenton T. M., Scheffer M., Folke C., Schellnhuber H. J., Nykvist B., De Wit C. A., Hughes T., van der Leeuw S., Rodhe H., Sörlin S., Snyder P. K., Costanza R., Svedin U., Falkenmark M., Karlberg L., Corell R. W., Fabry V. J., Hansen J., Walker B., Liverman D., Richardson K., Crutzen P. and Foley J. 2009. Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity. *Ecology and Society* 14: 1-32.
- Rodríguez E. y Tiscornia G. 2008. Bird species occurring in rice fields and surrounding habitats at Merin Lagoon watershed, Uruguay. En: de la Balze V. M. & Blanco D. E. (eds.) *Primer taller para la Conservación de Aves Playeras Migratorias en Arroceras del Cono Sur*. Wetlands International, Buenos Aires, Argentina. pp. 8.
- Rogers K. 2011. *The chemical reactions of life: from metabolism to photosynthesis*. Britannica Educational Publishing. pp. 1-23
- Röhrdanz, A. E., Clavijo, C. & Scarabino, F. 2014. Revisión y actualización de la distribución de Ampullariidae (Mollusca: Gastropoda) en Uruguay. *Libro de resúmenes, Tercer Congreso Uruguayo de Zoología*. pp. 55.
- Roll U., Dayan T., Simberloff D. & Mienis H. 2009. Non-indigenous land gastropods in Israel. *Biological Invasions* 11: 1963-1972.
- Rosenzweig C., Iglesias A., Yang X. B., Epstein P. R. & Chivian E. 2001. Climate change and extreme weather events - Implications for food production, plant diseases, and pests. NASA Publications. Paper 24.
- Rubner M. 1883. *Über den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff- und Kraftwechsel*. *Z. Biol.* 19, pp. 535-562.

- Rusticucci M. & Renom M. 2008. Variability and trends in indices of quality-controlled daily temperature extremes in Uruguay. *International Journal of Climatology* 28: 1083-1095.
- Sakai A., Allendorf F., Holt J., Lodge D., Molofsky J., Weller S. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A., Oesterheld M., Poff N. L., Sykes M. T., Walker B. H., Walker M. & Wall D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Savage V., Gillooly J., Woodruff W., West G., Allen A., Enquist B. & Brown J. 2004. The predominance of quarter-power scaling in biology. *Functional Ecology* 18: 257-282.
- Scarabino F. 2004. Lista sistemática de los Gastrópoda dulceacuícolas vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 8: 347-356.
- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Foley, J.A., Folke C. & Walker, B. H. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems *Nature* 413: 591-596.
- Schmidt-Nielsen K. 1997. *Animal Physiology: adaptation and environmental*. Cambridge University Press. pp. 169-217.
- Seuffert M. E., Burela S. & Martín P. R. 2010. Dependence on aerial respiration and its influence on microdistribution in the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Biological Invasions* 12: 1695-1708.
- Seuffert M. E., Burela S. & Martín P. R. 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. & Martín P. R. 2013. Juvenile growth and survival of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) reared at different constant temperatures. *SpringerPlus* 2: 312.
- Sheridan J. & Bickford D. 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change* 1: 401-406.
- Shupryt M. P. & Stelzer R. S. 2009. Macrophyte beds contribute disproportionately to benthic invertebrate abundance and biomass in a sand plains stream. *Hydrobiologia* 632: 329-339.
- Shurin J. B. 2000. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. *Ecology* 81: 3074-3086.
- Simberloff D. 2011. How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biological Invasions* 13: 1255-1268.
- Sokolova I. M. & Lanning G. 2008. Interactive effects of metal pollution and temperature on metabolism in aquatic ectotherms: implications of global climate change. *Climate Research* 37: 181-201.
- Stange L. 1998. The applesnails of Florida (Gastropoda: Prosobranchi: Pilidae). *Entomology Circular* N°388. Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry. Pp. 1-2.
- Steffen W., Richardson K., Rockström J., Cornell S. E., Fetzer I., Bennett E. M., Biggs R., Carpenter S. R., de Vries W., de Wit C. A., Folke C., Gerten D., Heinke J., Mace G. M., Persson L. M., Ramanathan V., Reyers B. & Sörlin S. 2015. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science* 347: 1-17.
- Stevens A. J., Welch Z. C., Darby P. C. & Percival H. F. 2002. Temperature effects on Florida applesnail activity: implications for snail kite foraging success and distribution. *Wildlife Society Bulletin* 30: 75-81.
- Stewart R. I. A., Dossena M., Bohan D. A., Jeppesen E., Kordas R. L., Ledger M. E., Meerhoff M., Moss B., Mulder C., Shurin J. B., Suttle B., Thompson R., Trimmer M. & Woodward G. 2013. Mesocosm

- experiments as a tool for ecological climate-change research. *Advances in Ecological Research* 48: 71-181.
- Tamburi N. E. & Martín P. R. 2008. Feeding Rates and Food Conversion Efficiencies in the Apple Snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) *Malacologia*, 51: 221-232.
- Teixeira de Mello F. & Eguren G. 2008. Prevalence and intensity of black-spot disease in fish community from a subtropical stream (Santa Lucía river basin, Uruguay). *Limnetica* 27: 251-258.
- Teo S. S. 2004. Biology of the golden apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822), with emphasis on responses to certain environmental conditions in Sabah, Malaysia. *Molluscan Research* 24: 139-148.
- Thiengo S. C., Borda C. E. & Barros-Araújo J. L. 1993. On *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Mollusca; Pilidae: Ampullariidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 88: 67-71.
- Tilman D., HilleRisLambers J., Harpole S., Dybzinski R., Fargione J., Clarck C. & Lehman C. 2004. Does Metabolic Theory apply to community ecology? It's a matter of scale. *Ecology* 85: 1797-1799.
- Turner A. M., Turner R. R. & Ray S. R. 2007. Competition and intraguild egg predation among freshwater snails: re-examining the mechanism of interspecific interactions. *Oikos* 116:1895–1903
- Umetsu C. A., Evangelista H. B. A. & Thomaz S. M. 2012. The colonization, regeneration, and growth rates of macrophytes from fragments: a comparison between exotic and native submerged aquatic species. *Aquatic Ecology* 46: 443-449.
- Urban M. C., Tewksbury J. J. & Sheldon K. S. 2012. On a collision course: competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 2072-2080.
- Vázquez-Silva G., Castro-Barrera T., Castro-Mejía J. & Mendoza-Martínez G. 2011. Los caracoles del género *Pomacea* (Perry, 1810) y su importancia ecológica y socioeconómica. *ContactoS* 81: 28-33.
- Vitousek P. M., D'Antonio C., Loope L. & Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478.
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J. & Melillo J. M. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Wada T. & Yoshida K. 2000. Burrowing by the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck); daily periodicity and factors affecting burrowing. *Proceedings of the Association for Plant Protection of Kyushu* 46: 88-93.
- Wang Z. & Pei Y. 2012. Ecological risk resulting from invasive species: a lesson from riparian wetland rehabilitation. *Procedia Environmental Sciences* 13: 1798-1808.
- Weir S. M. & Salice C. J. 2011. High tolerance to abiotic stressors and invasion success of the slow-growing freshwater snail, *Melanooides tuberculatus*. *Biological Invasions* 14: 385-394.
- West G., Woodruff W. & Brown J. 2002. Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 2473-2478.
- Western D. 2001. Human-modified ecosystems and future evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5458-5465.
- Wilbur H. M., Tinkle D. W. & Collins J. P. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *The American Naturalist* 108: 805-817.
- Willis C., Ruhfel B., Primack R., Miller-Rushing A., Losos J. & Davis C. 2010. Favorable climate change response explains non-native species success in Thoreau's Woods. *PLoS ONE* 5: 1-5.
- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J., Olesen J., Valido A. & Warren P. 2005. Body size in ecology networks. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 402-409.

- Woodward G., Perkins D. M. & Brown L. E. 2010. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 365, 2093-2106.
- Wrona F. J., Prowse T. D., Reist J. D., Hobbie J. E., Lévesque L. M. J. & Vincent W. F. 2006. Climate change effects on aquatic biota, ecosystem structure and function. *Ambio: A Journal of the Human Environment* 35: 359-369.
- Yamanishi Y., Yoshida K., Fujimori N. & Yusa Y. 2012. Predator-driven biotic resistance and propagule pressure regulate the invasive apple snail *Pomacea canaliculata* in Japan. *Biological Invasions* 14: 1343-1352.
- Yang Q., Li X., Lin X., Zhou Y., Yuan J., Wang H., Cheng J., Mao C. & Zhu Z. 2013. Characterization of free endogenous sphingoid bases in the golden apple snail *Pomacea canaliculata*: involvement in snail development and nutrient limitation. *Invertebrate Reproduction & Development* 57: 287-292.
- Yoshida K., Hoshikawa K., Wada T. & Yusa Y. 2009. Life cycle of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) inhabiting Japanese paddy fields. *Applied Entomology and Zoology* 44: 465-474.
- Yoshida K., Matsukura K., Cazzaniga N. J. & Wada T. 2014. Tolerance to low temperature and desiccation in two invasive apple snails, *Pomacea canaliculata* and *P. maculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae), collected in their original distribution area (Northern and Central Argentina). *Journal of Molluscan Studies* 80: 62-66.
- Youens A. & Burks R. 2008. Comparing applesnails with oranges: the need to standardize measuring techniques when studying *Pomacea*. *Aquatic Ecology* 42: 679-684.
- Yusa Y. 2004. Brood sex ratio in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) is determined genetically and not by environmental factors. *Journal of Molluscan Studies*. 70: 269-275.
- Zhang X., Liu X. & Ding Q. 2013. Morphological responses to water-level fluctuations of two submerged macrophytes, *Myriophyllum spicatum* and *Hydrilla verticillata*. *Journal of Plant Ecology* 6: 64-70.
- Zilio F., Verrastro L. & Borges-Martin M. 2014. Temporal fluctuations in raptor abundances in grasslands of southeastern South America. *Journal of Raptor Research* 48: 151-161.
- Zohary T. & Ostrovsky I. 2011. Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes. *Inland Waters* 1: 47-59.

ANEXO: Actividades realizadas durante la tesis

Parte de esta investigación se enmarcó en el proyecto, del cual fui parte, denominado Collaborative Research: Us-Uruguay Brazil Ires Amplified: Ampullariidae Model using Phylogeography, Laboratory Integration with Field Investigations into Ecology and Diversity, finalizado en 2015 (financiación National Science Foundation, Estados Unidos, responsable Dra. Romi L. Burks (Southwestern University, Georgetown, Texas) y co-responsable Dra. Mariana Meerhoff (CURE-Facultad de Ciencias, UDELAR)).

En los meses de agosto y setiembre de 2014 realicé una pasantía en la Universidad Estadual de Maringá, Brasil. Mi orientador fue el Dr. Roger Mormul, encargado del Laboratório de Zoobentos e Macrófitas Aquáticas, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia). Durante la estadía, junto con dos estudiantes de doctorado locales realicé uno de los experimentos de la tesis (3) y los posteriores análisis de datos del mismo.

Resultados parciales de los experimentos se presentaron en distintos eventos:

“¿Por qué es importante estudiar el caracol manzana en Uruguay?” Calvo, C. Semana de la Ciencia y la Tecnología, 2014- Centro Universitario de la Región Este – Maldonado.

“Influencia de la temperatura en la performance individual y competencia entre 3 especies de Pomacea (*P. maculata*, *P. canaliculata*, *P. megastoma*)”. Calvo, C., Cochran, A., Burks, R. & Meerhoff, M. 3° Congreso Uruguayo de Zoología, Facultad de Ciencias – 2014.

“Temperatura, herbivoría y arreglo espacial pueden modular el potencial invasor de *Hydrilla verticillata*”. Calvo C., Figueiredo B., Cunha E., Meerhoff M. & Mormul R. XV Congresso Brasileiro de Limnologia, Maringá, Brasil – 2015.

“The Snail Also Rises: Desiccation Tolerance in the Genus Pomacea”. Glasheen P., Calvo C., Meerhoff M., Hayes K. & Burks R. American Malacological Society meeting, Michigan, EEUU – 2015.

Asimismo, los resultados se verán plasmados en artículos científicos que actualmente se encuentran en distintas etapas de avance.

“Staying alive: desiccation tolerance and recovery in three *Pomacea* spp. following experimental dry down”. Glasheen, P. M., C. Calvo, M. Meerhoff, K. A. Hayes & R. L. Burks. Estado: sometido a *Freshwater Biology*

“Temperature, herbivory and spatial arrangement can control the invasive potential of the submerged plant *Hydrilla verticillata*”. Calvo C., B. R. S. Figueiredo, E. R. Cunha, R. Mormul & M. Meerhoff. Estado: manuscrito.

