

Tesis Doctoral

# Biología alimentaria y ecología del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) en el Paraná inferior y Río de la Plata

Sylvester, Francisco

2006

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Sylvester, Francisco. (2006). Biología alimentaria y ecología del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) en el Paraná inferior y Río de la Plata. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Sylvester, Francisco. "Biología alimentaria y ecología del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) en el Paraná inferior y Río de la Plata". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2006.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



**Universidad de Buenos Aires**  
**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**

\*\*\*

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas:

**Biología alimentaria y ecología del molusco invasor**  
***Limnoperna fortunei* (Mytilidae) en el Paraná**  
**inferior y Río de la Plata**

**Francisco Sylvester**

Director: Demetrio Boltovskoy

Lugar de trabajo:

**Departamento de Ecología, Genética y Evolución,**  
**FCEyN de la UBA**

y

**Museo Argentino de Ciencias Naturales**  
**“Bernardino Rivadavia”**

**2006**

*A mis padres y a Pablo, mi hermano*



# ÍNDICE GENERAL

Índice de Tablas y Figuras.....	vi
Agradecimientos.....	1
Resumen.....	3
Abstract.....	7
Introducción general.....	10
Las invasiones biológicas.....	10
El mejillón dorado: características generales y paralelismos con el mejillón cebra.....	11
Dispersión de <i>L. fortunei</i> .....	15
Impactos de los bivalvos invasores.....	18
Objetivos.....	22
Capítulo 1. Relaciones de talla, peso y volumen.....	23
Introducción.....	23
Materiales y métodos.....	23
Resultados y conclusiones.....	26
Capítulo 2. Tasas de filtración.....	31
Introducción.....	31
Materiales y métodos.....	32
Análisis estadístico.....	37
Resultados.....	38
Discusión.....	43
Experimentos de campo vs. trabajos de laboratorio.....	43
Tasas de filtración y la temperatura.....	43
Tasas de filtración y la talla.....	44
Comparación con otras especies.....	45
Consideraciones sobre los resultados obtenidos.....	45
Balance energético del mejillón dorado.....	47
Impacto sobre el ecosistema.....	49
Capítulo 3. Predación de <i>Limnoperna fortunei</i> por peces y otros consumidores.....	51
Introducción.....	51
Materiales y métodos.....	52
Resultados.....	55
Discusión.....	64

## ÍNDICE GENERAL

Mortalidad .....	64
Predación.....	65
Predadores potenciales .....	68
Impacto sobre el mejillón dorado.....	70
Impactos del mejillón dorado en el ecosistema.....	71
Capítulo 4. Efectos de <i>Limnoperna fortunei</i> sobre la fauna de invertebrados acompañantes.....	76
Introducción .....	76
Materiales y métodos .....	77
Área de estudio.....	77
Diseño experimental.....	77
Presencia/ausencia de <i>L. fortunei</i> .....	79
Abundancia de invertebrados .....	80
Biomasa de invertebrados .....	80
Superficie ofrecida sobre <i>L. fortunei</i> .....	81
Análisis estadístico.....	81
Resultados .....	82
<i>Limnoperna fortunei</i> .....	82
Invertebrados asociados .....	82
Discusión .....	88
Efectos positivos sobre los invertebrados bentónicos .....	88
Enriquecimiento del sustrato y construcción de hábitat.....	89
El mejillón dorado promueve invertebrados más grandes .....	91
Evolución temporal .....	92
Efectos a nivel del ecosistema.....	93
Los efectos son dinámicos .....	95
Consideraciones finales sobre los impactos en el ecosistema.....	96
Conclusiones.....	97
Bibliografía.....	102
Apéndice.....	122
Créditos.....	159
Trabajos publicados .....	159
Trabajos enviados .....	159
Cursos y materias aprobados para la carrera de Doctorado.....	159

## Índice de Tablas y Figuras

Tabla 1-1. Estimaciones del peso seco de tejidos blandos, el peso seco total y el peso húmedo escurrido para los intervalos de talla menores de 7 mm, obtenidas mediante cálculos de volumen de formas geométricas simples. * Indica los casos en que los cálculos volumétricos y los ajustes de las ecuaciones de regresión de la Fig. 1-2 coinciden, y por lo tanto nos remitimos a estas últimas. ....	27
Tabla 2-1. Comparación de las tasas de filtración medidas para el mejillón dorado con las reportadas para otras especies de moluscos invasores. ....	46
Tabla 3-1. Densidad y biomasa de <i>L. fortunei</i> en las jaulas a lo largo del periodo experimental. ....	57
Tabla 3-2. Resultados del Anova de dos factores sin replicación para abundancia y biomasa [entre corchetes] de mejillones. ....	59
Tabla 3-3. Significación ( <i>p</i> de la prueba de Duncan) de las comparaciones no planeadas de la abundancia y la biomasa [entre corchetes] de mejillones entre jaulas. ....	63
Tabla 4-1. Abundancias y biomasa de invertebrados a lo largo del período experimental. Los números entre corchetes indican el tamaño muestral correspondiente. <i>L. f.</i> : muestras procedentes de áreas colonizadas por <i>Limnoperna fortunei</i> ; Sin <i>L. f.</i> : muestras procedentes de áreas sin <i>L. fortunei</i> . Las jaulas correspondientes a la última fecha de muestreo no presentaron áreas desprovistas de <i>L. fortunei</i> . ....	78
Tabla 4-2. Abundancias (ind. m <sup>-2</sup> , fila superior) y biomasa (mg m <sup>-2</sup> , fila inferior) promedio de todos los grupos de invertebrados en áreas con ( <i>L. f.</i> ) y sin (Sin <i>L. f.</i> ) <i>Limnoperna fortunei</i> , y resultados del ANOVA para las diferencias entre las medias. ....	85
Tabla A1-1. Datos crudos de las mediciones de talla (mm) y peso seco total, seco de la valva sola, seco de tejidos y peso vivo (g) realizadas a 138 individuos representativos de las tallas entre 2 y 30 mm. *: por debajo del límite de medición de la balanza. ....	123
Tabla A2-1. Duración total (T total), tiempo que los mejillones estuvieron abiertos (T filtrando), porcentaje del tiempo total en que estuvieron abiertos (% filtrando) y tiempo que los mejillones tardaron en abrirse por primera vez (T en abrir) para cada experimento de filtración y en promedio para todos. Tiempos en min. Cada organismo corresponde a un experimento, salvo las dos primeras réplicas del tratamiento 15 mm, 25°C que se hicieron con dos individuos cada una; se indica con la misma letra (a,b) los individuos que estuvieron en una misma cámara experimental y que son parte de la misma réplica. ....	125

## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla A2-2. Peso (seco total (PS total), seco de tejidos blandos (PS tej) y vivo (P vivo), en g) y talla (largo máximo (L), en mm) de todos los individuos experimentales, promedios de cada tratamiento y promedio general de todos los datos. El peso vivo se estimó a partir de la talla mediante una ecuación de regresión (ver Cap. 1). Cada organismo corresponde a un experimento, salvo las dos primeras réplicas del tratamiento 15 mm, 25°C que se hicieron con dos individuos; para estas réplicas los valores de peso y talla que se muestran son el promedio de los dos individuos (indicado con *). Promedios indicados en letra negrita.....	126
Tabla A2-3. Recuentos algales en las cámaras experimentales: concentraciones iniciales (Ci), iniciales corregidas por crecimiento en los controles (Cic) y finales (Cf), en cel. ml <sup>-1</sup> ; Valores de las tasas de filtración individuales (FI, en ml ind <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ), expresadas en función del peso seco de tejidos blandos (FPStej, en ml mg <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ), seco total (FPStot) y vivo total (FPvivo), y del largo máximo de la valva (FT, en ml cm <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ). FI 15 y FI 23 indican las tasas de filtración individuales que corresponderían a individuos que hubieran sido exactamente de las tallas nominales (i.e., 15 y 23 mm, respectivamente). Las dos primeras réplicas del tratamiento 15 mm, 25°C se hicieron con dos individuos, y las tasas que se indican en estos casos son promedios pesados según el tiempo de filtración (indicado con *). Promedios para cada tratamiento indicados en letra negrita.....	127
Tabla A2-4. Experimentos realizados para obtener estimaciones de la tasa de filtración a diferentes tiempos: determinaciones de la concentración de algas a 10, 20, 30 y 40 min (para cada experimento y cada tiempo se hicieron dos o, cuando fue necesario porque los resultados diferían mucho, tres determinaciones); estimaciones de la tasa de filtración a los diferentes tiempos para cada experimento; error de la media ( $t_{n-1;0.95} \cdot S / (\bar{X} \sqrt{n})$ ) de las estimaciones de cada experimento, y error promedio de los cuatro experimentos. Se usó un sólo mejillón para cada experimento.....	128
Tabla A2-5. Resultados de las pruebas de los supuestos del Anova para las variables tasa de filtración por peso seco de tejido (transformada por Ln; Ln FPStej), tasa de filtración individual (FI), por peso seco total (FPStot), peso vivo total (FPvivo) y por talla (FT). Las FI son las correspondiente a individuos de exactamente las tallas nominales, y no se indica los valores de p porque los supuestos no se cumplen.....	129
Tabla A2-6. Resultados de los Anovas de dos factores para las tasas de filtración por peso seco de tejido, peso seco total, peso vivo y talla. Para las tasas por individuo se llevó a cabo una prueba no paramétrica por no cumplirse los supuestos del Anova. Cuando corresponde se presentan los resultados de los contrastes de efectos principales y/o simples. ....	130



## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla A2-7. Concentraciones iniciales ( $C_i$ ) y finales ( $C_f$ ; en cel. $\text{ml}^{-1}$ ) y porcentaje de crecimiento algal en los vasos control de los experimentos de clareado. En letra negrita se indican los promedios para cada temperatura experimental y el promedio total. ....	134
Tabla A2-8. Coeficiente de variación de las determinaciones de las tasas de filtración individuales (FI), expresadas en función del peso seco de tejidos blados (FPStej), seco total (FPStot) y vivo total (FPvivo), y del largo máximo de la valva (FT) para cada tratamiento experimental y los promedios totales (en negrita).....	134
Tabla A3-1. Abundancias de <i>L. fortunei</i> por intervalos de talla a lo largo del período experimental en las jaulas con malla de 5 mm de poro. ....	135
Tabla A3-2. Biomásas de <i>L. fortunei</i> por intervalos de talla a lo largo del período experimental en las jaulas con malla de 5 mm de poro.....	139
Tabla A3-3. Contenido estomacal de peces capturados en cuatro pescas experimentales (02/03/1999: desembocadura del río Paraná Guazú; 03/05/2000: proximidades de la Isla Martín García; 27/08/1999: Paraná de las Palmas, cerca de su desembocadura en el Río de la Plata; 03/02/99: Río de la Plata Superior). Tomado de Cataldo <i>et al.</i> , 2002.....	143
Tabla A4-1. Prueba de Tukey de no aditividad para la abundancia (fila superior) y la biomasa (fila inferior) de todos los grupos de invertebrados. Los <i>p</i> no significativos indican que no hay interacción entre el tipo de sustrato (con y sin <i>L. fortunei</i> ) y el tiempo. ....	144
Tabla A4-2. Resultados de las pruebas de Tukey y de ANOVA para la biomasa de invertebrados por metro cuadrado de superficie disponible en áreas con y sin mejillones. (Para todos los grupos la prueba de Cochran, Hartley, Bartlett de homogeneidad de varianzas resultó no significativa. Para Gasteropoda y Copepoda fue necesario hacer una transformación Log (x+1))......	145
Tabla A4-3. Especies de Gasteropoda y Oligochaeta encontradas a lo largo del período experimental en áreas con ( <i>L.f.</i> ) y sin (Sin <i>L.f.</i> ) <i>L. fortunei</i> . Para Oligochaeta sólo se identificaron especies en la muestra del 17/10/03, las casillas en blanco indican que no se dispone de información. Los números en negrita son los promedios de las filas.....	146
Tabla A4-4. Talla promedio (mm) de todos los grupos de invertebrados en áreas con ( <i>L. f.</i> ) y sin (Sin <i>L. f.</i> ) mejillón dorado, y resultados de las pruebas de t para las diferencias entre las medias. Sólo se han incluido los grupos para los que se reportó individuos en ambos tipos de áreas. Para Rotifera no se dispone de datos de tamaños individuales. ....	147

## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Fig. I-1. <i>Limnoperna fortunei</i> y aspecto de las colonias asentadas sobre tablestacados de hormigón en el río Luján, <i>Dreissena polymorpha</i> y <i>Corbicula fluminea</i> . Las fotos no están a escala. ....	12
Fig. I-2. Progresión de la distribución del mejillón cebra en Estados Unidos a lo largo de diecisiete años de colonización. Fuente: US Geographical Survey (2005). ....	16
Fig. I-3. Rango de expansión de <i>L. fortunei</i> en América del Sur, localidades y años en los que se detectó el mejillón por primera vez. En el recuadro está ampliada la zona del Embalse de Salto Grande y se muestran los resultados de un estudio realizado en septiembre de 2003. Tomado de Boltovskoy <i>et al.</i> (2006). ....	17
Fig. I-4. Representación esquemática del mecanismo de dispersión "a saltos" empleado por <i>L. fortunei</i> en el sistema del Paraná. Los números indican la secuencia cronológica potencial de los registros de esta especie a lo largo de la cuenca. Tomado de Boltovskoy <i>et al.</i> (2006). ....	19
Fig. I-5. Incrustación severa por <i>L. fortunei</i> en filtros de la central hidroeléctrica de Salto Grande (A, B), sobre las rejillas de acero que protegen la toma de agua de la central atómica Atucha I, limpias (izquierda) e intensamente incrustadas por <i>L. fortunei</i> aproximadamente nueve meses después (derecha) (C); sobre pontones flotantes (D) y sobre la hélice de una embarcación (E) en Embalse Río Tercero. ....	20
Fig. 1-1. Ilustración esquemática del volumen de dos conos truncados, forma geométrica empleada para estimar el volumen de los mejillones menores de 7 mm. ....	25
Fig. 1-2. Nube de puntos, curva y ecuación de regresión del peso seco de tejidos blandos de <i>L. fortunei</i> en función de su talla (a), el peso vivo en función de la talla (b), el peso seco de tejidos blandos en función del peso vivo (c), y el peso seco total en función del peso seco de tejidos blandos (d). ....	28
Fig. 1-3. Curva y ecuación de regresión de la superficie de valvas expuesta y disponible para colonización (m <sup>2</sup> ) en función de la talla de los mejillones (mm). La curva está modificada para los individuos <1mm (talla nominal del intervalo: 0.5 mm), para los que Y adopta el valor 0.0000008. ....	29
Fig. 2-1. Esquema de las condiciones en las que los mejillones que fueron usados en los experimentos se fijaron a las varillas de plástico. ....	33
Fig. 2-2. Esquema del recipiente que alojaba a los mejillones durante la fase de aclimatación a las condiciones experimentales previa a los experimentos. ....	33
Fig. 2-3. Esquema del dispositivo experimental empleado. Las zonas sombreadas en el vaso de precipitados indican las regiones donde las algas no se distribuyen de forma homogénea. Tomado de Sylvester <i>et al.</i> (2005). ....	35

## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Fig. 2-4. Tasas de filtración medidas en función de la temperatura. Tomado de Sylvester <i>et al.</i> (2005). .....	39
Fig. 2-5. Tasas de filtración en función de la biomasa de los mejillones; todos los datos. Se muestra los parámetros de regresión para las tres temperaturas ensayadas ( $p$ del exponente de $X$ ). .....	41
Fig. 2-6. Tasas de filtración por mg de peso seco agrupadas en clases de talla y temperaturas experimentales, en función de la temperatura (A) y de la talla (B). Para cada tratamiento experimental se grafica el promedio y los intervalos de confianza (nivel de significación $\alpha=0.05$ ). Tomado de Sylvester <i>et al.</i> (2005). .....	42
Fig. 2-7. Balance energético del mejillón dorado en el Paraná inferior entre la energía (en $\text{cal h}^{-1} \text{g}^{-1}$ de peso seco) teórica obtenida del fitoplancton y del carbono orgánico particulado (COP) y la demanda metabólica basal de la especie. El peso seco promedio del fitoplancton se obtuvo a partir de Boltovskoy <i>et al.</i> (1995), y fue recalculado según Reynolds (1984). La demanda metabólica basal fue calculada a partir de las tasas respiratorias reportadas por Segade <i>et al.</i> (2003) convertidas a calorías (Schmidt-Nielsen, 1997). .....	48
Fig. 3-1. Jaulas experimentales empleadas y esquema general de su disposición en el río. Tomado de Sylvester <i>et al.</i> (en prensa). .....	53
Fig. 3-2. Temperatura del agua, concentración de larvas en el plancton, y abundancia y estructura de tallas de los mejillones registrados en los cuatro tipos de jaulas a lo largo del periodo experimental. La línea punteada en b sugiere el crecimiento de la primera cohorte que se asentó en las jaulas. Tomado de Sylvester <i>et al.</i> (en prensa). .....	56
Fig. 3-3. Abundancias y biomاسas (peso seco de tejido) de mejillones por metro cuadrado promedios en el tiempo en las jaulas con malla protectora (5, 15 y 40 mm) y en la desprotegida. Para facilitar las comparaciones los datos de la jaula con malla de 5 mm están indicados (barras blancas) en los gráficos de las otras tres jaulas. En línea punteada se ilustra qué proporción de los valores (de individuos y biomasa) de la jaula con malla de 5 mm hay en las otras tres jaulas. Tomado de Sylvester <i>et al.</i> (en prensa). .....	60
Fig. 3-4. Evolución de la abundancia y la biomasa de <i>L. fortunei</i> en las jaulas a lo largo del periodo experimental. La línea de puntos ilustra la proporción de los valores (de individuos y biomasa) de la jaula con malla de 5 mm que hay en las otras tres jaulas. Tomado de Sylvester <i>et al.</i> (en prensa). .....	62
Fig. 3-5. Densidades promedio de dos clases de talla de mejillones en los cuatro tipos de jaulas experimentales. Tomado de Sylvester <i>et al.</i> (en prensa). .....	67

## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Fig. 3-6. Capturas en aguas continentales entre 1950 y 2002 en algunos países de Sudamérica. Los desembarcos incluidos en este gráfico representan más del 97% del total de las capturas de América del Sur. Basado en estadísticas de la FAO ( <a href="http://www.fao.org/">http://www.fao.org/</a> ). Tomado de Boltovskoy <i>et al.</i> (en prensa).....	74
Fig. 4-1. Abundancia y biomasa de <i>L. fortunei</i> , y de los grupos de invertebrados dominantes en las áreas con ( <i>L.f.</i> ) y sin ( <i>Sin L.f.</i> ) mejillones a lo largo del período de estudio. ....	83
Fig. 4-2. Valores promedio de abundancia y biomasa de invertebrados en las áreas sin <i>L. fortunei</i> , expresados como porcentaje de los valores en las áreas colonizadas por el mejillón. Los números sobre las barras indican el <i>p</i> de las diferencias correspondientes que resultaron significativas (prueba t de dos colas). *: grupos no registrados en las áreas sin <i>L. fortunei</i> . ....	87
Fig. A2-1. Anatomía del aparato filtrador de <i>L. fortunei</i> , indicando las corrientes ciliares en las branquias, el pie, la masa visceral y el manto, así como las corrientes inhalante y exhalante. Se retiraron la valva, el manto y la semi-branquia derechos. Tomado de Morton (1973). ....	148
Fig. A2-2. Tasas de filtración por individuo, por mg de peso seco total, por mg de peso vivo y por mm, agrupadas en clases de talla y temperaturas experimentales, en función de la temperatura (A) y de la talla (B). Para cada tratamiento experimental se grafica el promedio y los intervalos de confianza (nivel de significación $\alpha=0.05$ ).....	149
Fig. A3-1. Aspecto general de las jaulas experimentales después de 109 a 544 días de exposición a la colonización por <i>Limnoperna fortunei</i> . Para las dos primeras fechas de muestreo no se dispone de fotografías. ....	150
Fig. A3-2. Aspecto típico ampliado de una jaula abierta parcialmente colonizada por <i>L. fortunei</i> . Corresponde a la jaula del 23 de diciembre de 2003 con malla de 5 mm de poro (retirada, en la parte inferior de la figura). ....	152
Fig. A3-3. Representación esquemática del diseño experimental y del procedimiento seguido para la obtención y el procesamiento de las muestras del experimento de campo de colonización de sustratos de PVC por <i>L. fortunei</i> .....	153
Fig. A4-1. Representación esquemática en planta de las cuatro jaulas de cada fecha de muestreo indicando las zonas colonizadas (■) y sin colonizar (□) por <i>L. fortunei</i> a lo largo del período experimental. Los números debajo de cada esquema indican la superficie que ocupa cada zona ( $m^2$ ). Se marca con un recuadro las fechas de muestreo que fueron utilizadas para el análisis de la fauna de invertebrados acompañantes. ....	154
Fig. A4-2. Principales grupos de invertebrados encontrados en las jaulas protegidas con malla de 5 mm de poro. Las fotos no están a escala.....	156
Foto de la página iii: muelle sobre el arroyo Carapachay, islas del delta del Tigre.	

## **Agradecimientos**

Estoy muy agradecido a las siguientes personas:

En primer lugar a Demetrio Boltovskoy, mi director, por brindarme todos los medios, constante orientación y enseñanza para llevar adelante este trabajo.

También a Daniel Cataldo, Jimena Dorado y Ángela Juárez por su valiosa participación en algunas de las tareas que sirvieron para completar esta tesis; a Viviana Alder por sus consejos y apoyo constante; al resto de mis compañeros de laboratorio: Luciana Santoferrara, Patricia Centurión Araujo, María Inés Gómez, Claudio Franzosi y Héctor Olguín; así como a los compañeros de laboratorio del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”: Silvia Watanabe, Aurora Matsubara, Violeta Tota, Paula Sardiña y Esteban Paolucci. A todos ellos gracias por su compañía y apoyo.

También quiero expresar mi gratitud a toda la gente de esta facultad que me ha prestado su cordialidad y su ayuda, entre ellos los grupos de “Limnología” y de “Fisiología animal comparada”; a Memo Vélez y a Gerardo Cueto, por consultas sobre temas relacionados con este trabajo.

A Mercedes Marchese, Susana José de Paggi, Bettina Gullo, Silvina Menu Marque, Cristina Marinone, Pablo Penchaszadeh y Daniel Roccatagliata, que llevaron a cabo la identificación taxonómica de los invertebrados que figuran en este trabajo.

A las personas y organismos que me facilitaron presentar parte de los trabajos de esta tesis en los congresos *XIII International Conference on Aquatic Invasive Species*, Ennis, 2004, y *XIII congreso de la AEL y V Congreso Ibérico de Limnología*, 2006, Barcelona.

Además, agradezco a la Universidad de Buenos Aires por la beca de Doctorado que me otorgó para la realización de esta tesis, así como por el apoyo económico a través de los subsidios UBA X099 y X096 a D. Boltovskoy, con los que se financió parcialmente este

## AGRADECIMIENTOS

trabajo. Al Departamento de Ecología, Genética y Evolución de la FCEyN y al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” por la infraestructura y demás recursos puestos a mi disposición.

Finalmente, también quiero expresar mi gratitud a Cintia Cantarini, mi vecina isleña, por su amistad y su ayuda logística incondicional.

## Resumen

*Limnoperna fortunei*, el mejillón dorado, es un bivalvo invasor de agua dulce llegado a la cuenca del Plata en la década de los noventa que desde entonces se ha extendido aguas arriba por el sistema Paraná-Paraguay y Uruguay hasta Paranaíba en Brasil y Salto Grande en Uruguay. A pesar de que los estudios sobre esta especie van en aumento, al igual que su importancia global, todavía resta mucho por saber acerca de sus efectos sobre los ecosistemas que invade. Para el presente trabajo de tesis se llevaron a cabo diversos experimentos, tanto de laboratorio como de campo, con el fin de estudiar algunos aspectos de la biología alimentaria y de la ecología de *L. fortunei* en un río grande de llanura de Sudamérica. El objetivo de estos estudios fue avanzar en la comprensión de los cambios ambientales que supone la introducción de esta especie.

En primer lugar se investigó las tasas de filtración de la especie mediante experimentos de laboratorio con monocultivos del alga *Chlorella vulgaris*. El diseño experimental incluyó dos tallas de mejillones, 15 y 23 mm, y tres temperaturas, 15, 20 y 25°C, con las que se cubrió gran parte del rango estacional habitual del río Paraná y el estuario del Río de la Plata. Las tasas de filtración observadas fueron 9.9, 13.1 y 17.7 ml por mg de peso seco de tejido por h para los mejillones grandes, y 17.7, 20.8 y 29.5 ml mg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> para los pequeños, a 15, 20 y 25°C respectivamente. Las diferencias entre tallas así como entre temperaturas fueron estadísticamente significativas, salvo entre 15 y 20°C. Los animales mayores filtraron más en valores absolutos, sin embargo en términos de biomasa corporal los animales de menor talla se alimentaron de forma más activa. Dentro del rango de los valores experimentales usados se observó una relación positiva de la tasa de filtración con la temperatura del agua. Las tasas de filtración por individuo aquí encontradas van de 125 a 350 ml ind.<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, y se encuentran entre las mayores reportadas para bivalvos filtradores, incluyendo las especies invasoras *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis* y *Corbicula fluminea*.

Con el objeto de evaluar la relación de esta especie invasora con los consumidores locales se llevó a cabo un estudio de campo de dieciocho meses de duración en el delta del Paraná

## RESUMEN

inferior. Esta investigación consistió en una serie de experimentos de inclusión/exclusión de predadores mediante jaulas protegidas por mallas de 5, 15 y 40 mm y desprotegidas, dispuestas en el río y retiradas secuencialmente para seguir la evolución de las poblaciones de mejillón dorado asentadas en ellas. Los predadores eliminaron entre el 26% y el 79% (en abundancia) o entre el 20% y el 85% (en biomasa) de la población de mejillones. Al cabo de un año fueron eliminados de las jaulas desprotegidas un promedio de 6 kg de peso fresco entero de mejillones por metro cuadrado, lo que equivale a 0.36 g de peso seco de tejido  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . Los mamíferos y aves acuáticos, y en especial los peces, son probablemente los principales consumidores de los mejillones grandes. Los mejillones más pequeños probablemente son comidos por peces así como por diversos invertebrados, incluyendo crustáceos, sanguijuelas y gasterópodos. Los resultados aquí presentados indican que tan sólo quince años después de su introducción en Sudamérica esta especie ya es consumida muy activamente por una amplia gama de predadores. A pesar de ello la erradicación del mejillón por predación parece muy improbable.

También se estudió el efecto de *L. fortunei* sobre la abundancia y la biomasa de los invertebrados bentónicos asociados. Para ello se analizó la fauna bentónica en áreas con y sin mejillones en cinco de las jaulas de exclusión total de predadores (malla de 5 mm) del estudio de predación. Los invertebrados acompañantes estuvieron dominados por Oligochaeta, Nematoda, Rotifera, Copepoda, Gasteropoda, Hirudinea, Chironomidae y nauplii. También se encontraron, aunque en menor número, Tardigrada, Turbellaria, Cladocera, Ostracoda, Insecta, Hydracarina y Decapoda. Los grupos dominantes fueron un 27-100% más abundantes y presentaron una biomasa un 43-100% mayor en las áreas con *L. fortunei* que en aquellas sin mejillones. En las áreas colonizadas por *L. fortunei* la biomasa total de invertebrados mostró una correlación positiva con la biomasa de mejillones, y aumentó con el tiempo de exposición bajo el agua. Por el contrario, en las áreas desprovistas de mejillones no se observó esta tendencia. Se sugiere que el mayor crecimiento de invertebrados está relacionado con la mayor complejidad de la superficie del sustrato en los lechos de mejillones, así como probablemente también con la transferencia de materia orgánica desde el plancton a los sedimentos a través de las heces y pseudoheces liberadas por los bivalvos.



## RESUMEN

Para todos los estudios anteriores se utilizaron algunas relaciones de talla, peso y volumen de la especie que fueron calculadas previamente. Para poder contar con herramientas para la fácil conversión de clases de talla a biomasa, y entre las distintas formas de expresar la biomasa empleadas comúnmente en trabajos ecológicos con bivalvos, se construyó en base a 138 mejillones (42 en el caso de la relación talla-superficie) regresiones exponenciales entre el peso seco de tejidos blandos y la talla, y entre el peso húmedo escurrido y la talla; para la relación entre el peso seco de tejidos blandos y el peso húmedo escurrido, y entre el peso seco de tejidos blandos y el peso seco total se obtuvo un ajuste lineal; mientras que la superficie ofrecida para colonización por las valvas de *L. fortunei* siguió una relación cuadrática con la talla de los mejillones.

Los resultados obtenidos indican que *L. fortunei* tiene un alto potencial de impacto ecológico sobre los ambientes colonizados del Paraná y Río de la Plata. En particular las altas tasas de filtración, en conjunción con las elevadas densidades (de más de 150 000 ind. m<sup>-2</sup>), pueden inducir profundos cambios en las condiciones ecológicas en estos ambientes. En el presente trabajo se sugiere que el mejillón dorado intercepta una fracción significativa del carbono orgánico particulado que es arrastrado al mar por los ríos Paraná-Paraguay y Uruguay, y contribuye localmente al crecimiento de los invertebrados bentónicos, al tiempo que favorece a los animales bentófagos, sedimentívoros e, indirectamente, a predadores de niveles tróficos superiores. De esta manera, la presencia de esta especie da lugar a la formación de relaciones tróficas y rutas energéticas nuevas, que hacen pensar que su efecto global sobre las redes tróficas de los ecosistemas del Paraná y Río de la Plata sea de enriquecimiento.

Muchos de los efectos constatados en el presente trabajo son similares a los reportados para el mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*) en Europa y América del Norte. Sin embargo, es posible que, debido más a diferencias ambientales con los sistemas invadidos por el mejillón cebra que a diferencias funcionales entre las especies invasoras, algunos de los impactos adversos a nivel del ecosistema observados en el hemisferio norte no se den o al menos no en la misma magnitud en Sudamérica. Por otro lado los efectos de *L. fortunei* sobre los ecosistemas invadidos pueden evolucionar con el tiempo, y ocasionalmente atenuarse, junto con las densidades de la especie.

## RESUMEN

A pesar de los efectos perjudiciales constatados sobre la infraestructura humana y de los impactos ambientales negativos mencionados tanto en otros como en el presente trabajo, los resultados de la presente tesis ponen de manifiesto que la presencia del mejillón dorado tiene también algunas consecuencias beneficiosas para los ecosistemas invadidos.

## Abstract

*Limnoperna fortunei*, also known as the golden mussel, is a freshwater invasive bivalve that was introduced into the Río de la Plata basin around 1990. It has since spread upstream along the Paraná-Paraguay and Uruguay system, reaching Paranaíba in Brazil and Salto Grande in Uruguay. Despite the fact that the amount of research on this species is increasing, along with that of the other species of global concern, most of its effects on the ecosystems invaded remain unknown. In the present work, several laboratory and field experiments were performed in order to study some aspects of the feeding biology and ecology of *L. fortunei* in a large South American flood-plain river. The objective of these studies is to improve our understanding of the environmental changes that this introduction causes.

The species filtration rates were investigated by means of laboratory experiments with monocultures of the alga *Chlorella vulgaris*. Experimental conditions included two mollusc sizes (15 and 23 mm), and three water temperatures (15, 20 and 25°C) covering the normal seasonal range in the lower Paraná river and Río de la Plata estuary. For the larger mussels the filtration rates obtained were 9.9, 13.1 and 17.7 ml mg tissue dry weight<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> at 15, 20 and 25°C, respectively; for the smaller ones the rates were 17.7, 20.8 and 29.5 ml mg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> at the same temperatures. Differences between sizes and between temperatures (except 15 vs. 20°C) were statistically significant. In absolute terms, larger animals have higher clearance rates, but as a function of body mass smaller individuals feed more actively. Within the range of experimental values used, filtration rates were positively correlated with water temperature. These clearance rates (125-350 ml·individual<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) are among the highest reported for suspension feeding bivalves, including the invasive species *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis* and *Corbicula fluminea*.

An 18-month study was performed in the lower Paraná delta in order to investigate the relationships between the mussel and local consumers. This survey consisted of a series of enclosure/exclosure experiments by means of screened (5, 15 and 40 mm) and unscreened cages, deployed in the river and recovered sequentially in order to follow the evolution of mussel populations. Predators harvest 26 to 79% (numbers), or 20 to 85% (biomass) of the

## ABSTRACT

mussel population. On average, 6 kg of whole live mussel  $\text{m}^{-2} \text{y}^{-1}$  (0.36 g of dry mussel tissue  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) were eliminated from the unscreened cages. Cages with 15 and 40 mm screens lost between 1 and 2 kg  $\text{m}^{-2} \text{year}^{-1}$ . Aquatic mammals, birds, and especially fish, are probably the main consumers of large mussels. Small *L. fortunei* are most probably eaten by fish and also by several invertebrates, including crustaceans, leeches and gastropods. Our results indicate that only 15 years after its first introduction in South America this invasive species is very actively consumed by local predators, but predatory suppression of the mussel seems very unlikely.

The mussel's effects on the abundance and biomass of associated benthic invertebrates were also assessed. The survey was based on comparisons of *L. fortunei*-covered and *L. fortunei*-barren areas in five of the cages used in the predation study. Accompanying invertebrates were dominated by Oligochaeta, Nematoda, Rotifera, Copepoda, Gasteropoda, Hirudinea, Chironomidae and nauplii. Also present in minor numbers were Tardigrada, Turbellaria, Cladocera, Ostracoda, Insecta, Hydracarina and Decapoda. Dominant invertebrates were 27-100% more numerous (and hosted 43-100% more biomass) in areas with *L. fortunei* than in areas barren of the mussel. In areas with *L. fortunei*, total invertebrate biomass was positively correlated with mussel biomass, and increased with time of exposure under water. No such trend was observed in areas barren of *L. fortunei*. It is suggested that higher invertebrate growth is associated with enhanced substrate complexity and, probably, the transfer of organic matter from the plankton to the sediments due to the mussels' feces and pseudofeces.

Size, weight and volume relationship were calculated to be used in the above studies. Regressions between size and several measures of biomass common in works with molluscs were constructed, based on 138 mussels (42 for size-surface area relations), in order to have a tool for ready conversion. The regression relationship between tissue dry weight and size, and between blotted wet weight and size was exponential; tissue dry weight and blotted wet weight, as well as tissue dry weight and total dry weight were linearly related; whereas the relationship between valve surface area offered for colonization and mussel size was quadratic.

## ABSTRACT

Our results indicate that *L. fortunei* has a strong potential of ecological impact on the ecosystems colonized in the Paraná and Río de la Plata. High filtration rates, associated with the very high densities of this mollusc in the Paraná watershed (up to over 150 000 ind. m<sup>-2</sup>) indicate that its environmental impact may be changing swiftly ecological conditions in the areas colonized. It is suggested that *L. fortunei* intercepts a significant fraction of the organic carbon that the Paraná-Uruguay rivers flush into the ocean, locally boosting numbers of benthophagous animals, deposit feeders and, indirectly, higher level predators. Thus, this species creates new trophic relations and energy pathways, that may lead to an overall effect of enrichment over the Paraná and Río de la Plata ecosystems.

Many of the effects observed in present work are similar to those reported for the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Europe and North America. However, due to environmental differences with the systems invaded by *D. polymorpha*, rather than to functional dissimilarities between the invasive species, some of the adverse ecosystem-wide effects of filter-feeding invasive mussels observed in the northern hemisphere water bodies may be offset in South America. Besides, the effects of *L. fortunei* on colonized ecosystems may evolve in time, and occasionally wane, along with mussel densities.

Despite the detrimental effects of the golden mussel on man-made infrastructure and of conceivably negative environmental impacts, the results of the present investigation show also some beneficial consequences of this species on the ecosystems invaded.

## Introducción general

### *Las invasiones biológicas*

Uno de los principios ampliamente aceptados de la teoría biológica de los grandes ríos de llanura es que los factores abióticos (tales como la temperatura, la velocidad de flujo, la turbidez, las características del lecho, etc.) son en gran medida los responsables de la estructura y la dinámica de las comunidades de seres vivos, mientras que los condicionamientos bióticos juegan un papel secundario (Hynes, 1970; Ryder y Pesendorfer, 1989; Robinson *et al.*, 2002). Esto parece cumplirse para una gran cantidad de sistemas en todo el mundo, especialmente si se trata de sistemas maduros no perturbados (Hynes, 1970). Las perturbaciones de naturaleza física y química, tales como las debidas a los efectos de la contaminación, dan lugar típicamente a que uno o unos pocos factores bióticos adquieran una influencia desproporcionada frente al resto (Håkanson, 1999), pero el motor subyacente de las transformaciones que estos factores producen sigue siendo abiótico. Sin embargo, en las últimas décadas, en gran medida debido al incremento del tráfico de mercancías y pasajeros en todo el mundo, un nuevo tipo de perturbación de naturaleza biológica ha ido ganando importancia y atención en forma creciente: la introducción de especies invasoras (Holeck *et al.*, 2004; Karatayev *et al.*, en prensa a).

Si bien la mayoría de las invasiones biológicas no causan efectos detectables (Williamson, 1996), se ha demostrado que algunas tienen severas consecuencias para los ecosistemas invadidos, así como para los usos que el hombre hace de ellos (Pimentel, 2002). En particular, los ecosistemas acuáticos son sensibles a la colonización masiva por parte de bivalvos incrustantes, porque en muchos casos evolucionaron sin ellos (Ricciardi, 1998). También las actividades humanas son afectadas por estos organismos, y particularmente por los bivalvos bisados, dado que paralelamente al desarrollo de los sistemas artificiales de provisión y conducción de agua se han ido acentuando problemas de incrustaciones biológicas (Ricciardi, 1998). El mejillón cebra, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), y la almeja asiática, *Corbicula fluminea* (Muller, 1774), son especies de bivalvos invasores de agua dulce que han colonizado varios continentes y que hace tiempo que generan gran

## INTRODUCCIÓN GENERAL

preocupación y daños tanto económicos como ambientales (e.g., Doherty, 1986; Matthews y McMahan, 1994; MacIsaac, 1996; Karatayev *et al.*, 2002) (Ver Fig. I-1). En los últimos años, a la lista de especies invasoras de relevancia global se ha sumado el mitílido asiático *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Boltovskoy *et al.*, 2006; Karatayev *et al.*, en prensa b) (Ver Fig. I-1).

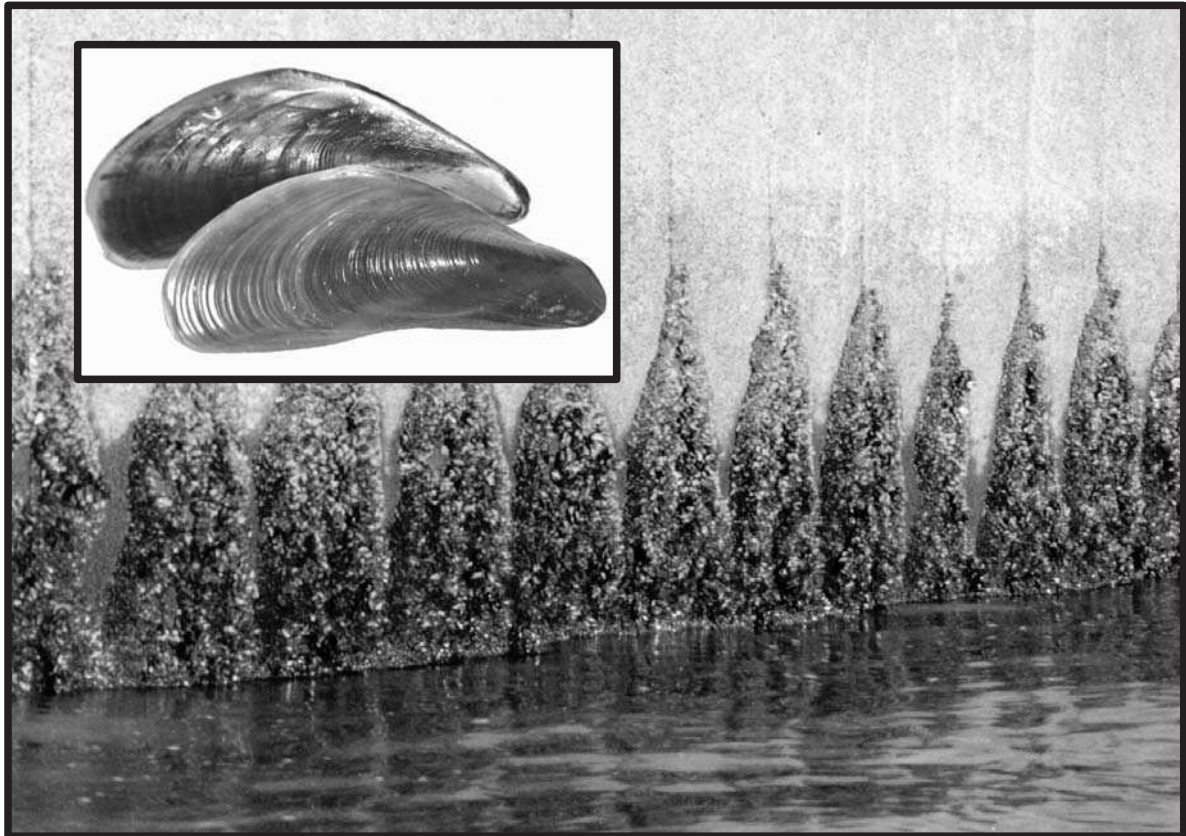
### *El mejillón dorado: características generales y paralelismos con el mejillón cebra*

*L. fortunei*, también conocido como el mejillón dorado, es un molusco bivalvo de agua dulce que comparte muchas características con *D. polymorpha*, el animal introducido que probablemente ha ejercido mayor influencia en los ecosistemas acuáticos continentales de Europa y América del Norte (Thorp *et al.*, 1998 a). Ambas especies son filtradoras y tienen un modo de vida epifaunal, fijadas a sustratos duros por medio de un biso; muestran tendencia a agruparse y a ocupar hendiduras, cavidades y otros lugares protegidos, formando tupidas “colonias” (ver Fig. I-1) de densidades de más de 120 000 individuos por metro cuadrado, en una franja que va desde la superficie hasta varias decenas de metros de profundidad (Uryu *et al.*, 1996; Boltovskoy y Cataldo, 1999; Griffiths *et al.*, 1991; Darrigran y Mansur, 2006); además, ambas poseen un ciclo de vida corto, elevadas tasas de crecimiento y una rápida dispersión mediada por estadíos larvales planctónicos (Morton, 1973; Cataldo y Boltovskoy, 2000; Karatayev *et al.*, en prensa a, b).

El conocimiento sobre la biología del mejillón dorado es aún incipiente y está muy a la saga de la información que hay disponible para *D. polymorpha*, su contraparte del hemisferio norte, que viene siendo estudiada intensamente desde hace varias décadas en Estados Unidos y más de un siglo en Europa (Karatayev *et al.*, 1997; Schloesser *et al.*, 1994; ver más adelante). Por este motivo las investigaciones llevadas a cabo sobre *D. polymorpha* han servido de referencia para muchos de los estudios realizados sobre el mejillón dorado.

Sin embargo hay que tener cuidado al hacer extrapolaciones entre las dos especies, ya que también existen importantes diferencias entre ellas. Por ejemplo, *L. fortunei* es de menor tamaño, alcanzando una talla máxima de unos 40 mm, mientras que *D. polymorpha* llega a

*Limnoperna fortunei*



*Dreissena polymorpha*



*Corbicula fluminea*

Fig. I-1. *Limnoperna fortunei* y aspecto de las colonias asentadas sobre tablestacados de hormigón en el río Luján, *Dreissena polymorpha* y *Corbicula fluminea*. Las fotos no están a escala.



## INTRODUCCIÓN GENERAL

los 50 mm. El mejillón dorado tiene una distribución más subtropical que su contraparte del hemisferio Norte, pudiendo vivir en aguas que superan los 35°C durante períodos prolongados (mientras que para *D. polymorpha* temperaturas de alrededor de 30°C ya son letales; Iwanzki y McCauley, 1993). Otra diferencia de gran importancia en cuanto a los lugares susceptibles de ser colonizados y al potencial éxito como invasor de estas especies es que *L. fortunei* tiene límites ambientales mucho más amplios (Karatayev *et al.*, en prensa b). Esta especie soporta menores concentraciones de oxígeno, y en el estuario del río de la Plata vive en localidades con salinidades de alrededor del 14‰, sensiblemente por encima del límite del 6‰ reportado para su contraparte en el hemisferio norte (Boltovskoy *et al.*, 2006). Tiene especial relevancia el hecho de que *L. fortunei* pueda desarrollarse a valores de pH y concentraciones de calcio por debajo de los mínimos críticos para la supervivencia de *D. polymorpha* (en torno a pH de 7.4 y a 12 mg Ca l<sup>-1</sup>; Sprung, 1987). Esto hace que áreas del hemisferio norte no aptas para el establecimiento del mejillón cebra sean potencialmente colonizables por *L. fortunei*; mientras que las bajas concentraciones de calcio pueden ser un obstáculo para el ingreso de *Dreissena polymorpha* en Sudamérica (Boltovskoy *et al.*, 2006). Además, el mejillón dorado es resistente a altos niveles de contaminación (por Zn, Cr, Cu, benzo (a) pyreno, PCBs, etc.), por encima de los valores considerados peligrosos para los organismos acuáticos y de los tolerados por otras especies de bivalvos tales como *C. fluminea* (Cataldo *et al.*, 2001 a, b). Por otro lado, el período reproductivo de *D. polymorpha* en los Grandes Lagos es de 1-2 meses, durante los que se alcanzan picos de concentraciones de larvas en la columna de agua superiores a 500 000 larvas m<sup>-3</sup> (Garton y Haag, 1992); en contraste, *L. fortunei* en la cuenca del Plata se reproduce ininterrumpidamente a lo largo de 9-10 meses, y los picos reproductivos rondan las 30 000 larvas m<sup>-3</sup> (Boltovskoy y Cataldo, 1999).

La mayor parte de la información que hay actualmente disponible sobre *L. fortunei* proviene de varias decenas de artículos científicos y otros tantos de divulgación, comunicaciones en congresos, informes técnicos para plantas industriales, etc. Sin embargo, la expansión geográfica de esta especie es un fenómeno relativamente reciente (de los últimos quince años) que resulta novedoso, y muchos de los trabajos publicados son básicamente reportes de su expansión geográfica a localidades nuevas (e.g., Kimura, 1994; Darrigran y Pastorino, 1995; Villar *et al.*, 1997; Mansur *et al.*, 1999; Clemente y Brugnoli, 2000; Darrigran y Ezcurra de Drago, 2000; Avelar *et al.*, 2004). Más allá de este tópico, la

## INTRODUCCIÓN GENERAL

información disponible está restringida a algunos aspectos seleccionados, incluyendo una descripción de la morfología funcional alimentaria del animal (Morton, 1977); así como estudios del ciclo reproductivo y de la dinámica poblacional de esta especie en ambientes invadidos de China, Japón y Sudamérica (Morton, 1977 y 1982; Iwasaki y Uryu, 1998; Boltovskoy y Cataldo, 1999; Darrigran *et al.*, 1999; Cataldo y Boltovskoy, 2000). En el área de los estudios aplicados, se han publicado investigaciones sobre tóxicos y recubrimientos antiincrustantes que son de utilidad a la hora de diseñar las estrategias de control local de esta especie plaga: Cataldo *et al.* (2003) observaron que el cloro y varios molusquicidas no oxidantes tienen una efectividad limitada para el control de esta especie salvo a elevadas concentraciones o temperaturas (>25°C). También se han publicado en Argentina revisiones sobre los principales tipos y forma de acción de las pinturas y recubrimientos antiincrustantes para el medio dulceacuícola (Caprari, 2006). Grupos de investigación japoneses han tratado de forma exhaustiva el tema del asentamiento de los mejillones y la fuerza de la fijación del biso a distintos tipos de superficies y pinturas antiincrustantes, así como en función de la velocidad de la corriente (Ohkawa *et al.*, 1999 a; Matsui *et al.*, 2001 y 2002; Nagaya *et al.*, 2001). En nuestro país también se ha prestado atención a la interacción de este mejillón con especies de peces predadores, así como con otros invertebrados bentónicos (Darrigran *et al.*, 1998; López Armengol y Casciotta, 1999; Montalto *et al.*, 1999; Penchaszadeh *et al.*, 2000; García y Protogino, 2005). Diversos grupos de investigación de América del Sur han incursionado en el tema de la acumulación de contaminantes por este bivalvo, proponiendo su uso como bioindicador de contaminación (Villar *et al.*, 1999; Belaich *et al.*, 2006; Villela *et al.*, 2006). Otros estudios abordaron aspectos del metabolismo (Deaton *et al.*, 1989; Segade *et al.*, 2003), del comportamiento y las pautas de movimiento (Uryu *et al.*, 1996; Iwasaki, 1997) y, aunque de forma limitada y restringido a unos pocos tópicos, de la biología molecular de esta especie (Ohkawa *et al.*, 1999 b y 2001). Más recientemente se ha descrito el desarrollo larval del animal (Cataldo *et al.*, 2005); y también se han analizado sus efectos sobre el plancton y los nutrientes, así como su incidencia sobre la dieta de estadios larvales de numerosas especies de peces autóctonos de nuestro continente y de valor comercial (Cataldo *et al.*, 2005; Paolucci *et al.*, 2005).

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### *Dispersión de L. fortunei*

Por sus características biológicas (ciclo de vida corto, elevadas tasas de crecimiento, estadio de dispersión planctónico, etc.) tanto *D. polymorpha* como *L. fortunei* tienen ritmos de colonización muy veloces. Para ambas especies la dispersión de larvas por la corriente así como de estadios adultos pegados al casco de embarcaciones (ver más adelante) son las principales formas de expansión a lo largo de las cuencas, y el transporte tanto de adultos como de larvas en el agua de lastre de los barcos transoceánicos un mecanismo clave para su dispersión a escala global (Holeck *et al.*, 2004; Boltovskoy *et al.*, 2006). Dada la tolerancia de los adultos a la desecación, su transporte por tierra adheridos al casco de botes y otras embarcaciones también constituye una modalidad importante de colonización de nuevas cuencas (Padilla *et al.*, 1996; Boltovskoy *et al.*, 2006).

*D. polymorpha* es una especie ponto-caspiana sobre la que ya en el siglo XIX se encuentran registros de colonización a lo largo de diversos países y cuencas de Europa. Desde entonces ha continuado una rápida expansión por los cuerpos de agua dulce de toda Eurasia (ver Karatayev *et al.*, 1997). En la segunda mitad de la década de los ochenta fue detectado por primera vez en Estados Unidos, en el lago St. Claire, y en la actualidad ya ha llegado a más de 400 lagos a lo largo de más de una veintena de estados en ese país (US Geographical Survey, 2005; Ver Fig. I-2).

*L. fortunei*, más recientemente, también ha tenido una historia de invasión espectacular, que continúa hoy en día a un ritmo muy acelerado. *L. fortunei* es originaria del Sudeste Asiático, encontrándose de forma natural en ríos y lagos de China, Tailandia, Corea, Laos, Camboya, Vietnam e Indonesia (Morton, 1979; Ricciardi, 1998). Hacia 1965 este mejillón fue introducido accidentalmente en Hong Kong desde la China continental a través del suministro de agua potable. En pocos años se estableció en forma permanente en todo el sistema de provisión de agua de esa isla, incluyendo el embalse Plover Cove (Morton, 1975). Entre 1980 y 1986 se extendió a Japón, Taiwán y Corea (Kimura, 1994; Ricciardi y Rasmussen, 1998). A principio de los 90 esta especie fue registrada por primera vez en Sudamérica (Pastorino *et al.*, 1993) (ver Fig. I-3). Su ingreso a este continente fue a través del estuario del Río de la Plata, donde presumiblemente entró con el agua de lastre de buques transoceánicos (Pastorino *et al.*, 1993). En los 15 años ulteriores ha colonizado

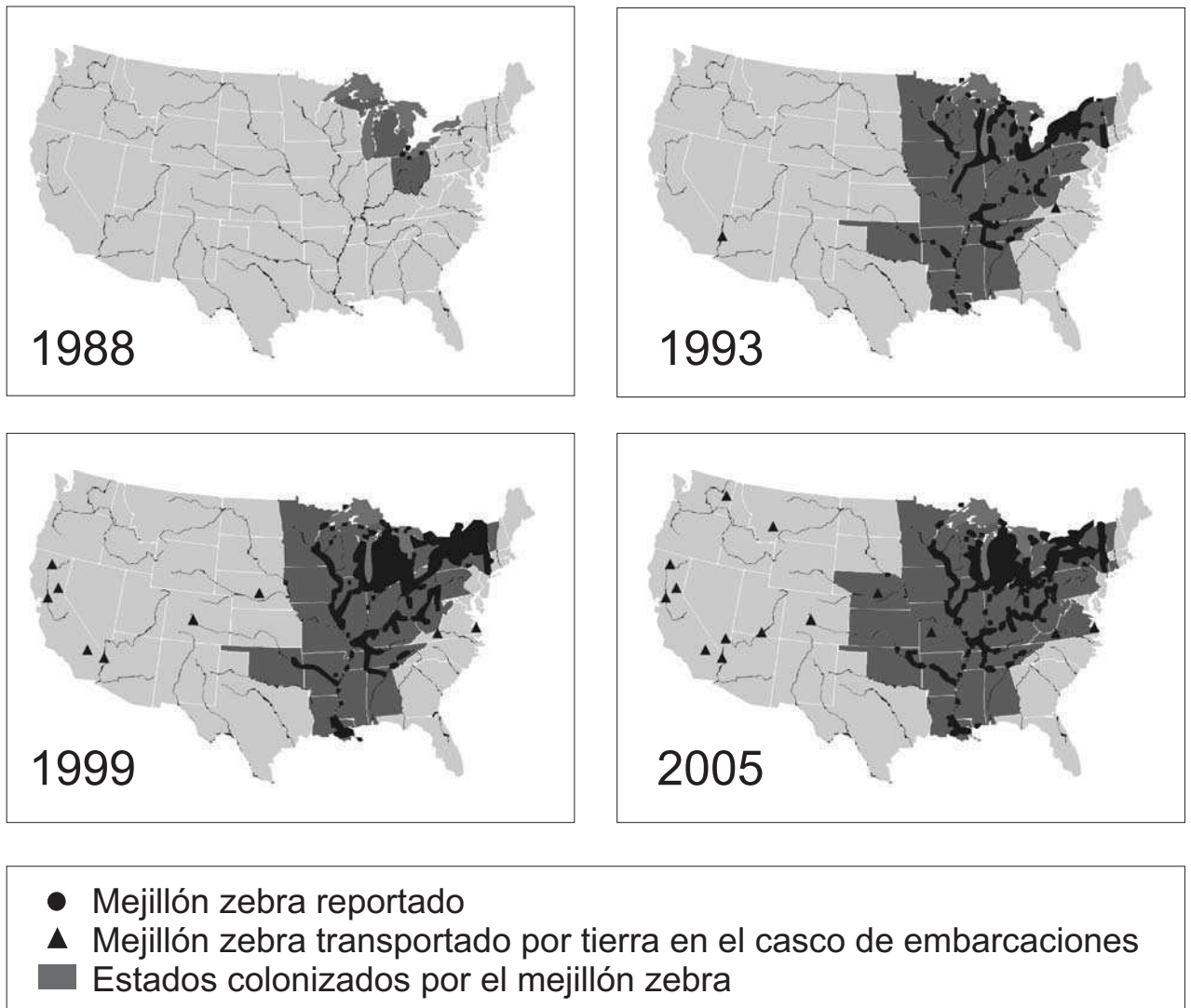


Fig. I-2. Progresión de la distribución del mejillón cebra en Estados Unidos a lo largo de diecisiete años de colonización. Fuente: US Geographical Survey (2005).

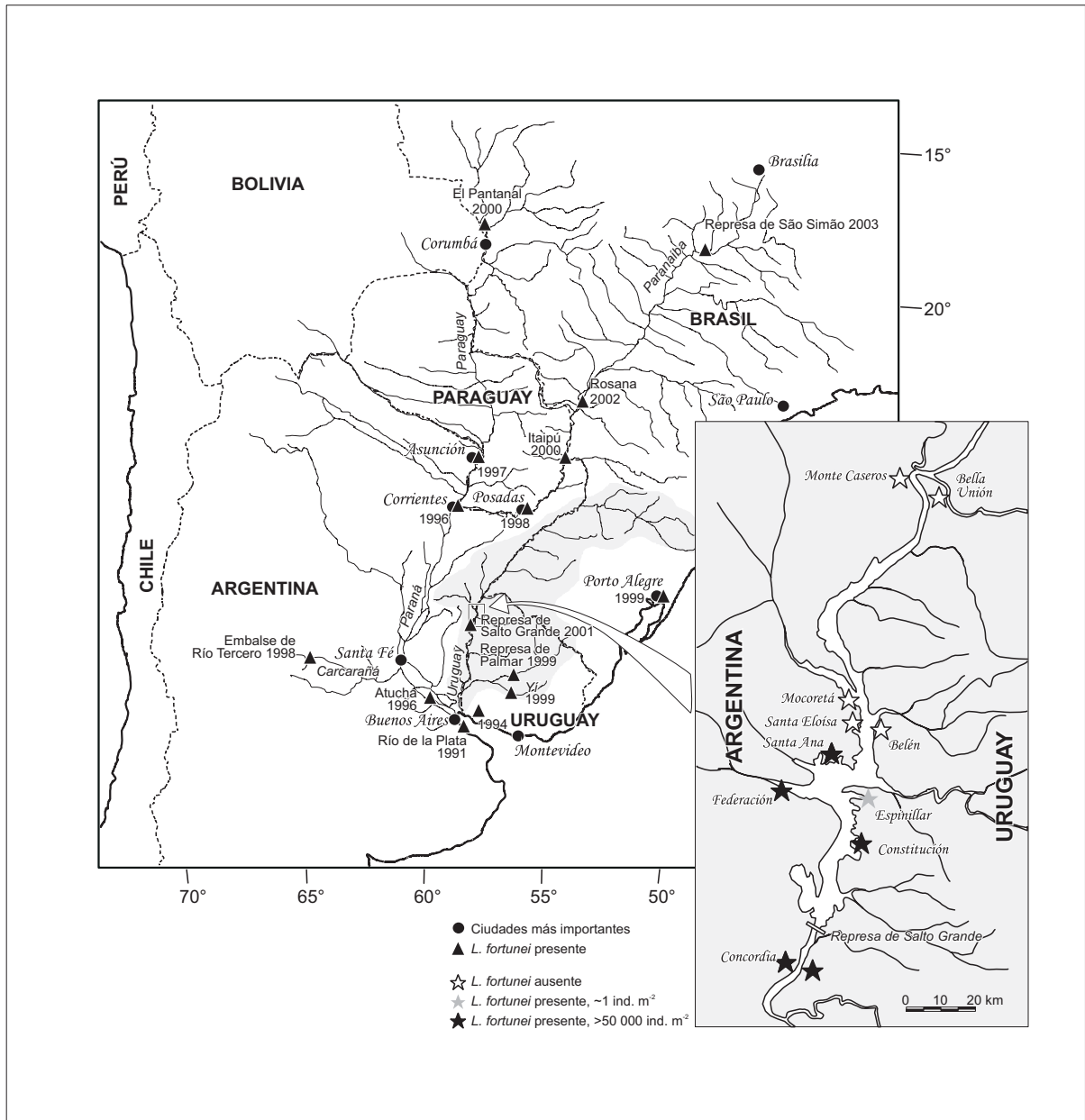


Fig. I-3. Rango de expansión de *L. fortunei* en América del Sur, localidades y años en los que se detectó el mejillón por primera vez. En el recuadro está ampliada la zona del Embalse de Salto Grande y se muestran los resultados de un estudio realizado en septiembre de 2003. Tomado de Boltovskoy *et al.* (2006).

## INTRODUCCIÓN GENERAL

prácticamente toda la cuenca del Plata. De esta manera el mejillón dorado ha llegado ya hasta Paranaíba (aproximadamente 3000 Km al norte de Buenos Aires, su punto de ingreso) por el río Paraná, y a Salto Grande (unos 350 Km al norte de Buenos Aires) por el río Uruguay (ver Fig. I-3).

Las distintas velocidades de colonización observadas en los ríos Paraná y Uruguay (casi 10 veces más lenta en el Uruguay) se deben al dispar tráfico fluvial en ambos, ya que la forma que tiene *L. fortunei* de extenderse río arriba es pegada al casco de los barcos. De esta manera, mejillones adultos adheridos a barcazas comerciales de largo recorrido pueden ser llevados a sectores mucho más septentrionales, a partir de los que colonizan los tramos intermedios por dispersión de las larvas planctónicas corriente abajo. Esta es, por tanto, una modalidad de dispersión a saltos, mediante la cual pueden colonizarse localidades superiores de la cuenca antes que otras que están río abajo de éstas (Boltovskoy *et al.*, 2006) (Fig. I-4).

La colonización de esta cuenca es hoy irreversible, y el salto a otras de las grandes cuencas de América del Sur, como São Francisco, Amazonas, Orinoco y Magdalena, parece sólo cuestión de tiempo (Boltovskoy *et al.*, 2006). Además, dada la actual tendencia de aumento del tráfico marítimo en todo el mundo, la invasión por este molusco de las regiones más subtropicales de América del Norte y de Europa parece también altamente probable (Ricciardi y Rasmussen, 1998; Boltovskoy *et al.*, 2006).

### *Impactos de los bivalvos invasores*

En las regiones industrializadas que han sufrido invasión por este tipo de organismos los problemas de macrofouling han aparecido inmediatamente, y normalmente han sido los primeros en atraer la atención de la industria, los científicos y las administraciones. Tras la aparición de *L. fortunei* en Sudamérica varias centrales hidroeléctricas, plantas de tratamiento de agua, destilerías, refinerías, etc., ubicadas en Argentina, Uruguay, Paraguay, Brasil y Bolivia han sufrido problemas de incrustaciones y taponamiento de sus sistemas de conducción de agua (ver Fig. I-5; Boltovskoy *et al.*, 2006). Desde entonces la limpieza de rejillas y filtros de entrada, tuberías, intercambiadores de calor, condensadores y demás

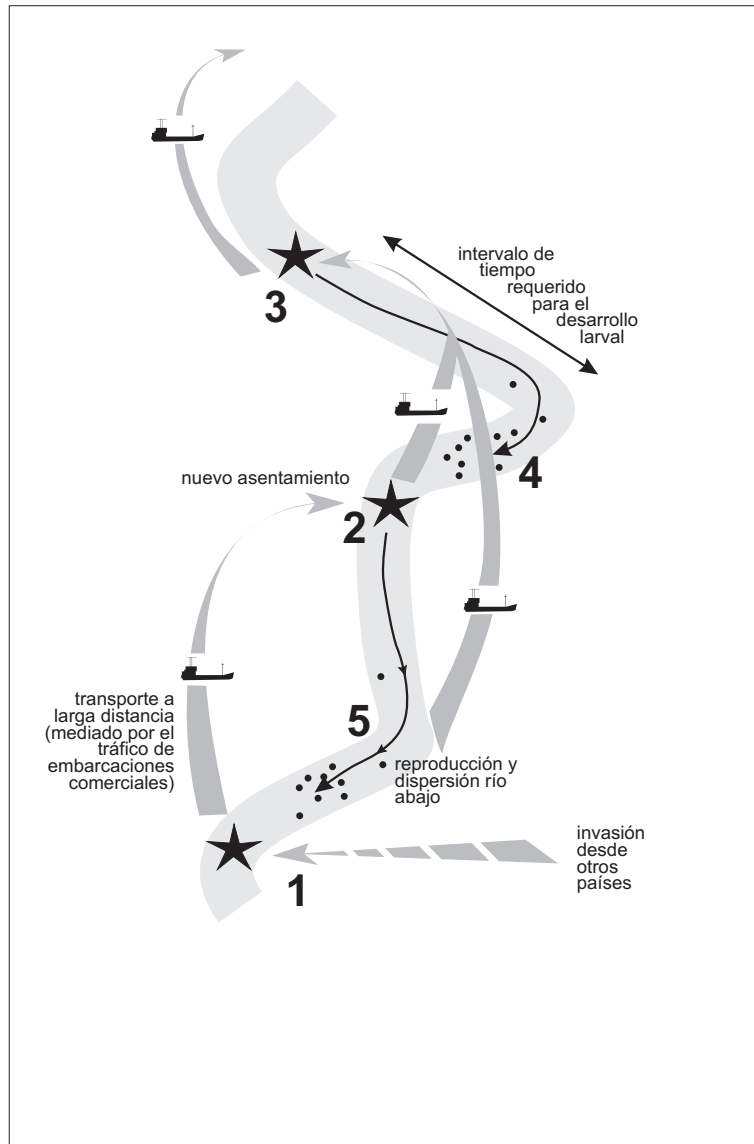


Fig. I-4. Representación esquemática del mecanismo de dispersión "a saltos" empleado por *L. fortunei* en el sistema del Paraná. Los números indican la secuencia cronológica potencial de los registros de esta especie a lo largo de la cuenca. Tomado de Boltovskoy *et al.* (2006).

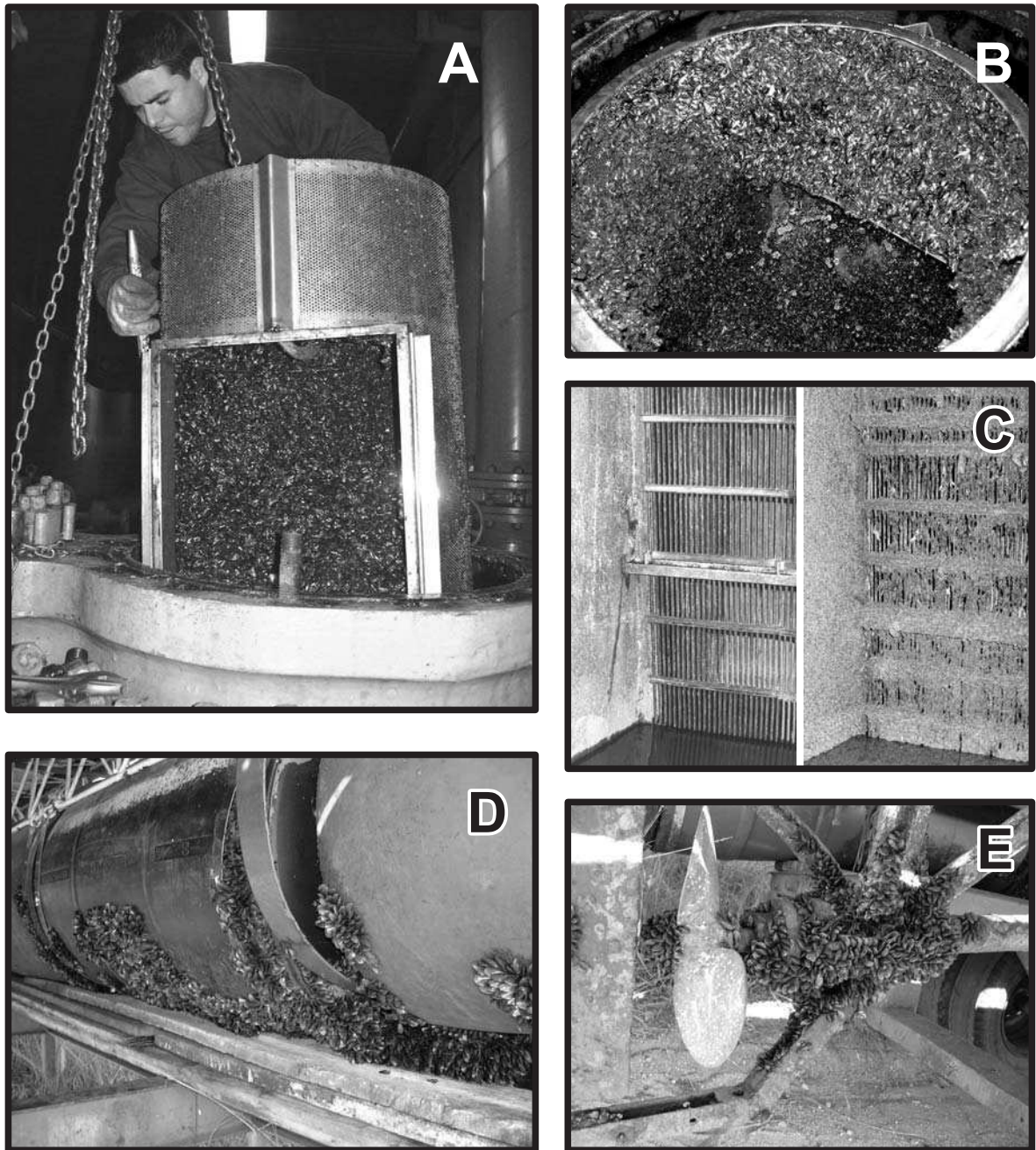


Fig. I-5. Incrustación severa por *L. fortunei* en filtros de la central hidroeléctrica de Salto Grande (A, B), sobre las rejillas de acero que protegen la toma de agua de la central atómica Atucha I, limpias (izquierda) e intensamente incrustadas por *L. fortunei* aproximadamente nueve meses después (derecha) (C); sobre pontones flotantes (D) y sobre la hélice de una embarcación (E) en Embalse Río Tercero.



## INTRODUCCIÓN GENERAL

piezas en contacto con agua cruda del río ha pasado a formar parte de la rutina de mantenimiento periódico de estas plantas (Boltovskoy *et al.*, 2006). *L. fortunei* también genera pérdidas no cuantificadas para las embarcaciones de recreo, ya que se adhiere al casco así como a otras partes sumergidas o en contacto con el agua de refrigeración o de servicio (filtros, patas de motor, timones, válvulas, etc.; ver Fig. I-5), afectando a su funcionamiento e hidrodinámica, acelerando los procesos de corrosión y exigiendo, por tanto, limpieza y mantenimiento adicional. Se ha calculado que sólo en la región de los Grandes Lagos (Estados Unidos) *D. polymorpha* y *D. bugensis* suponen para la acuicultura y las industrias relacionadas con el agua pérdidas anuales de más de U\$S 10 millones. Estos valores no incluyen costos indirectos más difíciles de cuantificar, como por ejemplo los relacionados con cambios en las pesquerías comerciales y deportivas (Colautti *et al.*, 2006).

Sin embargo, a juzgar por la experiencia europea y norteamericana con el mejillón cebra, el impacto ambiental de este tipo de especies es probablemente más importante incluso que los efectos negativos sobre la infraestructura y las actividades humanas. La colonización por parte de *D. polymorpha* ha sido asociada con severas disminuciones de las densidades de los organismos planctónicos, con el aumento de la transparencia del agua, el mayor crecimiento de las macrófitas, modificaciones en la abundancia y la composición de las comunidades planctónicas y bentónicas, cambios en las vías de transferencia de materia y energía, etc. (Botts *et al.*, 1996; Dermott y Kerec, 1997; Karatayev *et al.*, 1997; Pace *et al.*, 1998; Strayer *et al.*, 1999). Los cambios para las comunidades bentónicas asociados con *D. polymorpha* han sido de tal envergadura que a menudo se ha caracterizado a esta especie como un “ingeniero del ecosistema” (Karatayev *et al.*, 1997). Como ya se viera más arriba, algunos estudios han aportando valiosa información sobre los cambios que *L. fortunei* está produciendo en los ambientes acuáticos de América del Sur, constatándose algunas respuestas similares a las observadas para el mejillón cebra (e.g., Montalto *et al.* 1999; Ferriz *et al.* 2000; Penchaszadeh *et al.* 2000; García y Protogino, 2005; Cataldo *et al.*, 2005; Boltovskoy *et al.*, 2006). No obstante, el conocimiento acerca de los efectos que esta especie está teniendo sobre los cuerpos de agua de nuestro continente es aún muy limitado.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### *Objetivos*

El principal objetivo del presente trabajo de tesis es cubrir algunos aspectos básicos de la biología y de las relaciones ecológicas de *L. fortunei* en Sudamérica, con miras a profundizar el conocimiento sobre las consecuencias de la invasión por este bivalvo para nuestros ecosistemas acuáticos continentales. En particular, dado que los hábitos filtradores son la principal causa del impacto de este tipo de organismos (Karatayev *et al.*, 1997; Strayer *et al.*, 1999), en el presente trabajo se estudian los ritmos de clareado de esta especie. Este es un conocimiento básico para evaluar los impactos de esta especie sobre el medio, y sobre el que no había ningún tipo de información disponible al inicio de esta tesis. Por otro lado, también se cuantifica el efecto que los consumidores locales ejercen sobre el invasor, así como el impacto que a su vez esta especie supone para las poblaciones de predadores. Finalmente se estudia la interacción del bivalvo con la fauna de invertebrados bentónicos acompañantes, describiendo los profundos cambios que sufre esta comunidad por efecto de la modificación del sustrato que generan los mejillones.

# Capítulo 1. Relaciones de talla, peso y volumen

## Introducción

Los estudios de *Limnoperna fortunei* no aportan, hasta el momento, datos sobre las relaciones entre las principales variables de talla y peso de los organismos. Para el estudio de animales acuáticos resulta muy útil disponer de ecuaciones de regresión entre variables como la talla o el peso vivo y el peso seco, ya que normalmente es mucho más sencillo y rápido realizar mediciones del largo máximo de los ejemplares que determinar su biomasa. Por otro lado, los autores que han estudiado tasas fisiológicas u otros procesos referidos a variables de los organismos (como el peso, por ejemplo), a menudo usan diferentes unidades para medir sus resultados. De manera que variables como la tasa de filtración de bivalvos, por ejemplo, se encuentran expresadas de muy diversas maneras, como por ejemplo ml de agua filtrada por individuo, en función de la talla, en función del peso seco de tejidos o del peso seco total, del peso vivo, etc. En consecuencia, a la hora de hacer análisis comparativos es esencial disponer de herramientas que permitan extrapolar los resultados a las distintas unidades que son usadas comúnmente en la bibliografía.

El objetivo de este capítulo es establecer relaciones sencillas entre las principales variables morfométricas de *L. fortunei*. Estas relaciones serán usadas en los capítulos subsiguientes para expresar muchos de los resultados expuestos.

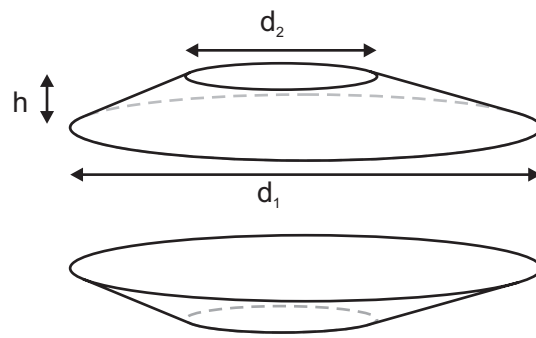
## Materiales y métodos

En noviembre de 2004 se extrajo de la primera sección del Delta del Paraná (34°25'42''S, 58°32'49''W) una porción de una colonia de mejillones dorados en la que estaba bien representado todo el rango de tallas habitual de la especie. Los animales fueron llevados vivos al laboratorio y, el mismo día, se lavaron y se separaron entre siete y doce (dos para

## CAP. 1. RELACIONES DE TALLA, PESO Y VOLUMEN

el último intervalo, de 28 a 30 mm, para el que no se obtuvo más ejemplares) individuos para todas las tallas entre 4 y 30 mm a intervalos de 2 mm. En total se aislaron 138 individuos. El largo de cada ejemplar fue medido con un calibre digital con una precisión de  $\pm 0.1$  mm, y se estimó su peso húmedo escurrido, peso seco total (secado en estufa a  $60^{\circ}\text{C}$  hasta peso constante) y peso de tejidos blandos con una precisión de  $\pm 0.1$  mg. El peso del tejido fue calculado por sustracción del peso seco de la valva sola al peso seco total. Para obtener el peso seco de la valva se disolvieron los tejidos blandos con  $\text{Na}(\text{OH})$  al 7% (Rodríguez y Dezi, 1987). Para cada relación talla-peso se calculó la ecuación de regresión que mejor se ajustó a la nube puntos. El examen preliminar de la información mostró diferencias consistentes en las relaciones talla-peso entre los valores de talla más bajos y los altos, indicando la conveniencia de dividir la base de datos en dos grupos independientes, uno de mejillones pequeños y otro de mejillones mayores, calculándose sendas ecuaciones de regresión. El punto de división fue elegido en cada caso a la vista de los desvíos de la nube de puntos respecto de la curva de regresión ajustada a todos los datos juntos; dicho ajuste evidenció una zona de inflexión entre regiones que ajustaban mejor a dos curvas diferentes que a una única. Para los mejillones menores que 7 mm, demasiado pequeños para ser pesados, se utilizó una aproximación a volúmenes de formas geométricas simples. Cada mejillón fue asemejado a dos conos truncados superpuestos (ver Fig. 1-1). El cálculo de las biomazas se hizo aplicando las siguientes densidades: 0.195 g de peso seco de tejidos blandos por ml, 1.122 g de peso seco total por ml y 1.576 g de peso vivo por ml. Estas densidades fueron obtenidas empíricamente, midiendo por desplazamiento de líquido en una columna graduada el volumen de una biomasa conocida de ejemplares adultos (estimada mediante las regresiones que se calculan en el presente capítulo).

Sobre la base de 41 mejillones de entre 4 y 32 mm se construyó una regresión entre la superficie valvar y la talla. La superficie valvar fue calculada empíricamente en los 41 mejillones con ayuda de papel de aluminio de grosor y densidad uniformes. Para ello se envolvió los mejillones con una única capa de papel de aluminio que cubriera las valvas exactamente, evitando pliegues y eliminando los pedazos sobrantes. Pesando un recorte de papel de aluminio de superficie conocida se obtuvo la relación peso-superficie del material, y con este dato se llevaron a cabo las conversiones a superficie de los recortes con los que se envolvió cada mejillón. Para los individuos menores a 4 mm se extrapolaron los



$$Vol = \frac{h (d_1^2 + d_1 d_2 + d_2^2)}{12}$$

Fig. 1-1. Ilustración esquemática del volumen de dos conos truncados, forma geométrica empleada para estimar el volumen de los mejillones menores de 7

parámetros de la regresión. Esta extrapolación fue validada estimando la superficie también por el método de asimilación a la forma geométrica de dos conos truncados (Fig. 1-1). Cuando los valores de las dos estimaciones difirieron sensiblemente (más de un 15%) se utilizó el promedio de ambos. La superficie de valvas expuesta disponible para colonización por parte de invertebrados u otros organismos fue estimada como la suma de las áreas de las conchas involucradas menos el 20%, que es lo que se asume como representativo de la parte de las valvas en contacto directo con el sustrato o con otras valvas, y que no está por lo tanto disponible para colonización (Stewart *et al.*, 2003).

## Resultados y conclusiones

La ecuación que mejor explicó la relación entre el peso seco de tejidos blandos y la talla, y entre el peso húmedo escurrido y la talla, fue exponencial, mientras que la regresión entre el peso seco de tejidos blandos y el peso húmedo escurrido, así como entre el peso seco de tejidos blandos y el peso seco total que arrojó el mejor ajuste fue la lineal. El punto de inflexión entre organismos grandes y pequeños fue establecido en 10 mm de largo para la relación talla-peso seco de tejidos blandos, 15 mm para talla-peso húmedo escurrido, y 0.4 g de peso vivo para la relación peso vivo-peso seco de tejidos blandos. Para la relación peso seco de tejidos blandos-peso seco total no se consideró necesario dividir el pool de datos. Las nubes de puntos obtenidas, las curvas y las ecuaciones de regresión se presentan en la Fig. 1-2. Los valores obtenidos para las tallas menores a partir de datos volumétricos se presentan en la Tabla 1-1. Todos los datos crudos de las mediciones de talla y pesos vivo, seco total, seco de la valva sola y seco de tejidos realizadas a 138 ejemplares se encuentran en la Tabla A1-1 del Apéndice.

La superficie ofrecida por las valvas para colonización (ya corregida restando el 20% en contacto con el sustrato o con valvas adyacentes) siguió una relación cuadrática con la talla de los mejillones (ver Fig. 1-3).

A partir de estos resultados se pudo obtener los pesos y la superficie de las valvas de los mejillones mediante una sencilla medición de la talla, lo cual se hace muy rápidamente con

CAP. 1. RELACIONES DE TALLA, PESO Y VOLUMEN

**Tabla 1-1.** Estimaciones del peso seco de tejidos blandos, el peso seco total y el peso húmedo escurrido para los intervalos de talla menores de 7 mm, obtenidas mediante cálculos de volumen de formas geométricas simples. \* Indica los casos en que los cálculos volumétricos y los ajustes de las ecuaciones de regresión de la Fig. 1-2 coinciden, y por lo tanto nos remitimos a estas últimas.

Talla	Peso seco tejidos blandos	Peso seco total	Peso húmedo escurrido
0.5	0.0000	0.0000	0.0001
1.5	0.0002	0.0010	0.0015
2.5	0.0008	0.0048	0.0068
3.5	0.0011	0.0132	0.0163
4.5	0.0013	0.0210	0.0187
5.5	0.0015	*	*
6.5	0.0018	*	*

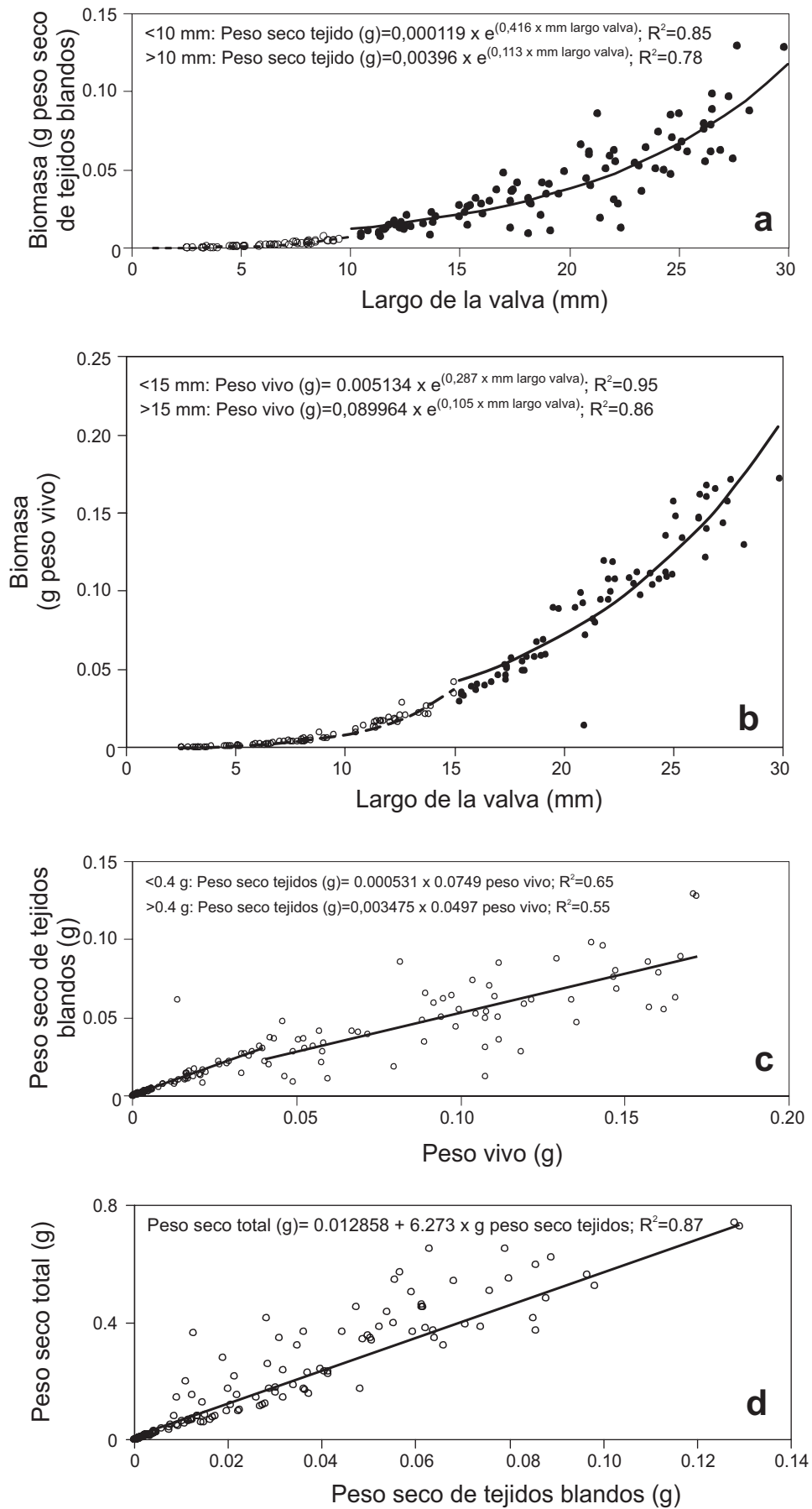


Fig. 1-2. Nube de puntos, curva y ecuación de regresión del peso seco de tejidos blandos de *L. fortunei* en función de su talla (a), el peso vivo en función de la talla (b), el peso seco de tejidos blandos en función del peso vivo (c), y el peso seco total en función del peso seco de tejidos blandos (d).



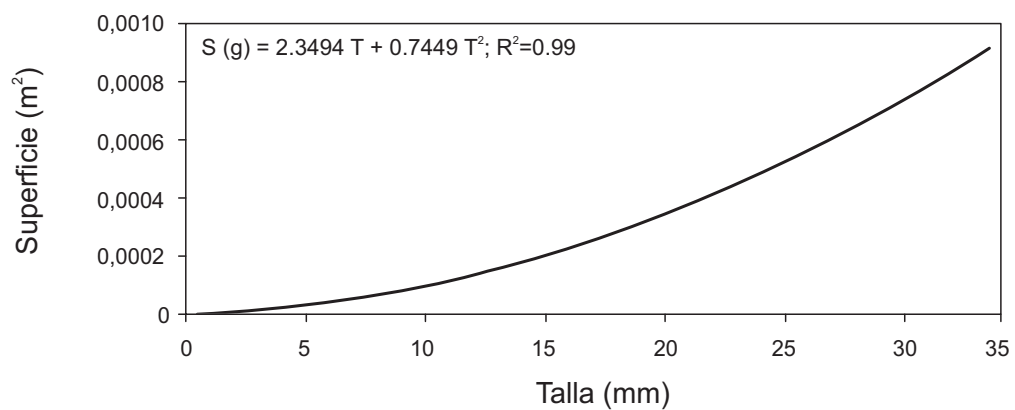


Fig. 1-3. Curva y ecuación de regresión de la superficie de valvas expuesta y disponible para colonización (m<sup>2</sup>) en función de la talla de los mejillones (mm). La curva está modificada para los individuos <1mm (talla nominal del intervalo: 0.5 mm), para los que Y adopta el valor 0.0000008.

## CAP. 1. RELACIONES DE TALLA, PESO Y VOLUMEN

un calibre (mejillones grandes) o con un ocular micrométrico adaptado a la lupa (mejillones pequeños).

Para *D. polymorpha* existe abundante información en la bibliografía sobre conversiones entre los parámetros tratados en el presente capítulo. Las conversiones de talla (T) a peso (P) reportadas para esta especie siguen normalmente ecuaciones de tipo exponencial, al igual que las encontradas en el presente trabajo. Algunas de las expresiones más frecuentemente empleadas son  $T = a \cdot e^{b \cdot P}$  y  $T = a \cdot P^b$ . Por ejemplo, Miller y Lei (1993) describen una relación entre la talla (T; en mm) y el peso vivo (PV; en g) del mejillón cebra del primer tipo, con  $a = 0.010114$  y  $b = 0.23081$ . Otros autores obtienen ajustes de la relación entre la talla y el peso seco de tejidos a ecuaciones del tipo de la segunda, con valores de los parámetros  $a = 0.004074$ ,  $b = 3.08$  (Ross y Lima, 1994), o  $a = 0.001954$ - $0.021777$ ,  $b = 2.35$ - $3.21$  (Smit y van Heel, 1992) para *D. polymorpha*, y  $a = 0.005495$ ,  $b = 3.00$  para *D. bugensis* (Ross y Lima, 1994).

## Capítulo 2. Tasas de filtración

### Introducción

La filtración es una forma de alimentación a base de las partículas que están en suspensión en la columna de agua. Dado que normalmente las partículas con valor alimentario se encuentran en baja concentración, los organismos filtradores están obligados a procesar grandes volúmenes de agua para obtener suficiente alimento (Jørgensen, 1990). Para este fin han desarrollado un mecanismo muco-ciliar con estructuras muy especializadas, adaptadas a bombear agua, retener partículas y transportarlas a los órganos de selección para su ingestión o deshecho. La morfología funcional filtradora de *L. fortunei* sigue el patrón general de los bivalvos filtradores, resumido por Jørgensen, 1990 (ver Fig. A2-1 y Morton, 1973).

Gran parte de los impactos de los bivalvos invasores sobre los ecosistemas que colonizan derivan de sus hábitos filtradores. Los estudios en *D. polymorpha* han mostrado que el pastoreo de este molusco ejerce un efecto particularmente importante sobre la abundancia y la composición del plancton, las interacciones tróficas y la disponibilidad de alimento para especies tanto pelágicas como bentónicas. La actividad de estos animales también impacta sobre las tasas de procesos del ecosistema tales como la mineralización de nutrientes, la disponibilidad de oxígeno y las tasas de sedimentación, la transferencia de materia orgánica desde la columna de agua a los sedimentos, el reciclado de nutrientes, etc. (Karatayev *et al.*, 1997). Para poder evaluar estos impactos potenciales es necesario contar, entre otros, con datos adecuados sobre las tasas de filtración del organismo. La parte sustancial del presente trabajo ya ha sido publicada en una revista internacional (Sylvester *et al.*, 2005; ver Apéndice), y aporta las primeras estimaciones de que se dispone de la tasa de filtración de *L. fortunei*, que corresponden a dos clases de talla y a temperaturas que cubren el rango anual normal del río Paraná y estuario del Río de la Plata.

### **Materiales y métodos**

Los mejillones utilizados en los experimentos que se describen a continuación fueron recolectados manualmente del delta inferior del río Paraná (33°23'55"S, 58°35'41"W) a una temperatura de ca. 25°C, y transportados inmediatamente al laboratorio. Allí se seleccionaron entre cuarenta y cincuenta animales que fueron transferidos a recipientes con agua de red a 25°C, declorada y con aireación. El fondo de los recipientes estaba cubierto de varillas de material plástico (150 x 8 x 1 mm) dispuestas de manera tal que los mejillones se asentarán sobre ellas (Fig. 2-1). Los recipientes fueron mantenidos en oscuridad, y el agua se cambió cada dos o tres días. Los mejillones que se fijaron a las varillas mediante el biso en un lapso de dos a tres días fueron transferidos a otros recipientes de 2 l en idénticas condiciones, pero esta vez las varillas (con sus mejillones ya adheridos) se colgaron verticalmente, en la misma posición que la utilizada en los experimentos (Fig. 2-2). La alimentación de los animales se realizó una vez al día y consistió en alimento para peces (Tetramin Baby) y algas *Chlorella vulgaris*. Las algas provinieron de la misma fuente que las utilizadas en los experimentos de filtración (ver más adelante), y se administraron a concentraciones de entre 10 000 y 20 000 cel. ml<sup>-1</sup>. Con el fin de evitar la sobre-filtración que se puede producir si los animales llegan con demasiado hambre al momento del inicio de los experimentos (Lee y Chung, 2001), no se suspendió la alimentación de los mejillones antes de los experimentos. En otras palabras, no se sometió a los animales a ayuno, aunque sí se suprimieron las algas de la alimentación la víspera de los experimentos. Esta modificación de la dieta tuvo por finalidad minimizar la presencia de células algales en eventuales heces o pseudoheces que pudieran ser expulsadas dentro de la cámara experimental durante el transcurso de los experimentos.

En todos los casos, los experimentos de filtración fueron llevados a cabo con mejillones aclimatados en el laboratorio a lo largo de un máximo de once días, y que presentaban un estado saludable y activo (indicado por su actividad filtradora y por la sensibilidad ante estímulos táctiles en el manto). La aclimatación a las temperaturas experimentales (ver más abajo) se llevó a cabo variando la temperatura 1°C por día hasta alcanzar la temperatura nominal de cada experimento. Los mejillones estuvieron a la temperatura experimental al menos durante las 48 h previas a los ensayos.

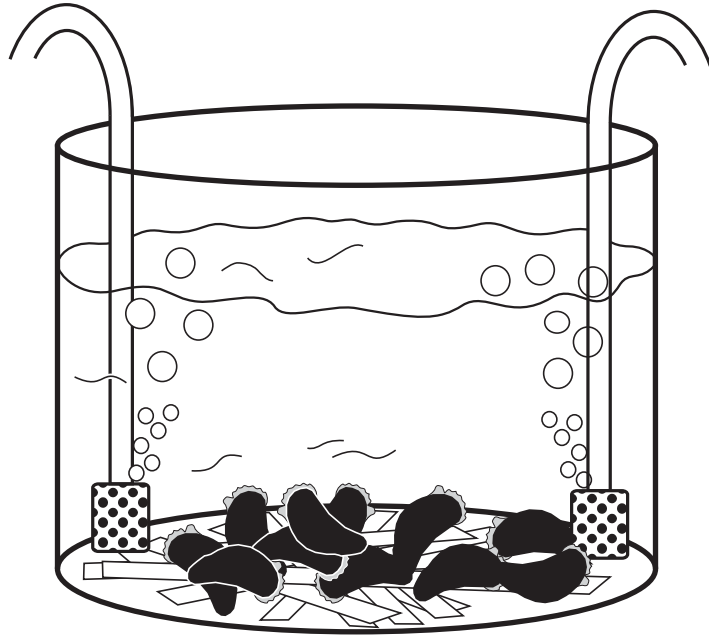


Fig. 2-1. Esquema de las condiciones en las que los mejillones que fueron usados en los experimentos se fijaron a las varillas de plástico .

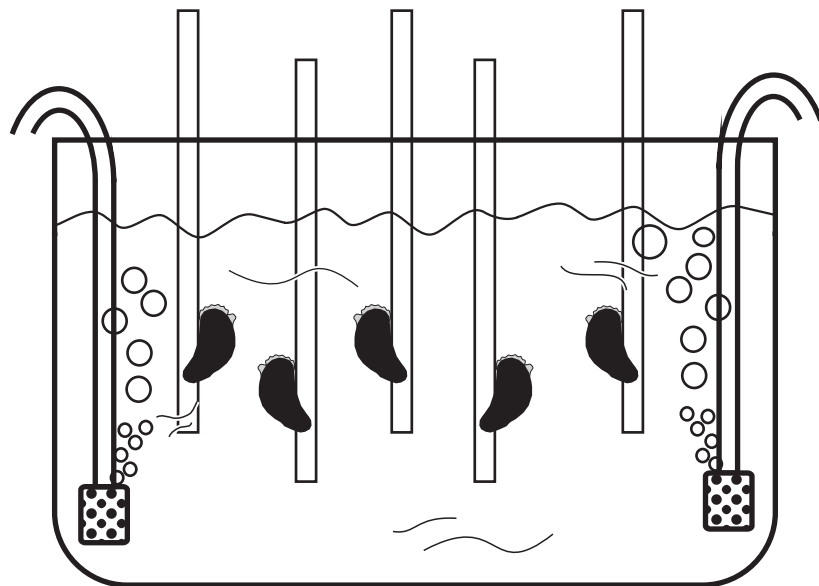


Fig. 2-2. Esquema del recipiente que alojaba a los mejillones durante la fase de aclimatación a las condiciones experimentales previa a los experimentos.

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

Se trabajó a tres temperaturas experimentales: 15, 20 y 25°C, y sobre dos clases de talla: 15 y  $23 \pm 1$  mm de largo de valva. Los experimentos de filtración fueron realizados el 8 de noviembre y entre el 7 y el 28 de diciembre de 2002. En todos los casos se trabajó con diez réplicas (salvo el experimento del 8 de noviembre, que constó de cuatro réplicas, ver Apéndice Tablas A2-1, A2-2 y A2-3), con un único individuo cada una (excepto en dos de las réplicas con mejillones de 15 mm a 25°C en las que hubo dos individuos por cámara, ver Apéndice: Tablas A2-1, A2-2 y A2-3) y consecutivas (en lugar de simultáneas) con el fin de poder llevar a cabo un estrecho seguimiento visual del comportamiento de cada mejillón (ver más adelante).

Para los experimentos se usó una suspensión algal de *Chlorella vulgaris* cultivada en el laboratorio (diámetro celular 5-10  $\mu\text{m}$ ), a densidades de entre 7000 y 10 000 cel.  $\text{ml}^{-1}$ . Se evitaron concentraciones mayores para minimizar el saciado de los animales y la producción de pseudoheces (Berg *et al.*, 1996). La cámara experimental consistió en un vaso de precipitado de 400 ml colocado dentro de un baño a temperatura controlada de  $\pm 1^\circ\text{C}$  de la temperatura nominal del experimento. Las algas fueron mantenidas en suspensión por medio de suave agitación del agua con un agitador magnético (Fig. 2-3). Las varillas de plástico con los mejillones fueron dispuestas en la cámara de manera tal que los mejillones estuvieran en una ubicación intermedia entre el centro y la pared del vaso, y que la corriente no incidiera de frente sobre los sifones con el objeto de minimizar los efectos de filtración pasiva (Jørgensen, 1990).

Hasta llegar a este diseño se probó varios alternativos, incluyendo recipientes de diversas formas y con burbujeo para mantener las algas en suspensión, pero ninguno resultó efectivo para mantener una distribución algal homogénea en la cámara. Además, si bien los mejillones se adaptan muy bien al burbujeo de los aireadores cuando son mantenidos en peceras, esto requiere un acostumbamiento que no se alcanza en experimentos cortos como los realizados. En este tipo de ensayos las burbujas de aire demostraron tener un efecto perturbador sobre los animales, que reaccionaban cerrando las valvas e interrumpiendo la filtración. Pruebas preliminares mostraron que una suave agitación magnética, por el contrario, impide la sedimentación de las algas a lo largo de los experimentos, y que las reducidas zonas en las que la concentración de algas no es homogénea se restringen al centro del vaso de precipitados y alrededor del agitador (Fig.

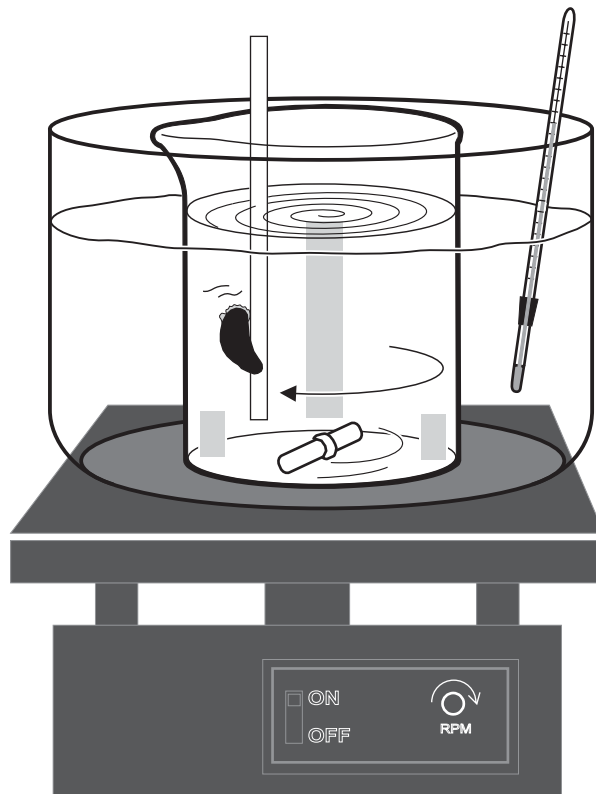


Fig. 2-3. Esquema del dispositivo experimental empleado. Las zonas sombreadas en el vaso de precipitados indican las regiones donde las algas no se distribuyen de forma homogénea. Tomado de Sylvester *et al.* (2005).

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

2-3). En el resto de la cámara, incluyendo el entorno del mejillón, las concentraciones de algas fueron homogéneas y dentro de los valores nominales buscados.

Se ha observado que algunos bivalvos filtradores son sensibles al movimiento de sombras o cambios de luz repentinos en sus proximidades, ante lo que pueden reaccionar cerrando las valvas y deteniendo consiguientemente los procesos de filtración (Horgan y Mills, 1997; Diggins, 2001; observaciones personales). Por este motivo los experimentos fueron realizados con baja intensidad de luz roja, dado que se ha comprobado que en estas condiciones el mejillón dorado no responde a estímulos de este tipo (observaciones personales).

Otros autores que trabajaron previamente en la filtración por bivalvos han notado que el uso de volúmenes pequeños o tiempos de filtración largos pueden dar lugar a subestimación de la tasas debido a refiltrado del agua (e.g., Zihon-Lukanina *et al.*, 1990; Riisgård, 2001). Para evitar este sesgo, se mantuvo el volumen que efectivamente filtraban los animales a lo largo de los experimentos por debajo del 30-35% del volumen total de la cámara. Además, esta posible fuente de error, así como otros efectos inesperados del tiempo de filtración sobre los resultados obtenidos, fueron evaluados mediante la estimación de la tasa de filtración en experimentos de 10, 20, 30 y 40 minutos. Las tasas medidas resultantes arrojan una variabilidad (error de la media) inferior en todos los casos al 18% (13% en promedio), lo que a grandes rasgos está dentro de los valores del error experimental global (Tabla A2-4, ver apéndice).

Los tiempos de filtración fueron computados desde el momento en que los mejillones abrían las valvas y extendían los sifones por primera vez, lo que normalmente ocurría dentro de los primeros minutos desde que fueran colocados en la cámara. No obstante, puesto que ocasionalmente la actividad filtradora puede detenerse, los animales fueron observados durante los 30 minutos aproximadamente que duraron los experimentos, de manera que los períodos de cierre de valvas pudieron ser registrados y deducidos de los tiempos totales (ver Reeders *et al.*, 1989). A lo largo de los 54 experimentos llevados a cabo los animales se mantuvieron abiertos y con signos obvios de actividad filtradora una media de 30' 10'' (rango: de 22' 00'' a 35' 30'') de un promedio de 31' 36'' (rango: 22' 00'' a 36' 30'') de duración total de los experimentos. Esto significa que los mejillones se



## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

mantuvieron abiertos en promedio el 95% (rango: 74% a 100%) del tiempo que duraron los experimentos. (Tabla A2-1, ver apéndice).

El crecimiento algal en la cámara durante cada serie de ensayos fue evaluado mediante dos cámaras control en idénticas condiciones que los experimentos de clareado, pero sin animales; los datos así obtenidos fueron usados para corregir los valores de las concentraciones iniciales de algas ( $C_{ic}$ ) en el algoritmo de filtración empleado. Las muestras de algas fueron fijadas con solución ácida de Lugol (Thronsen, 1978) y contadas bajo microscopio invertido. Al cabo de cada experimento los mejillones usados fueron medidos con un calibre digital a una precisión de  $\pm 0.1$  mm, y se estimó el peso seco de su tejido mediante las relaciones establecidas en el capítulo anterior (ver Cap. 1).

Las tasas de filtración fueron estimadas mediante la siguiente ecuación (Jørgensen, 1990):

$$F = V \cdot \frac{\log C_{ic} - \log C_f}{0.434 \cdot T}$$

donde  $F$  es la tasa de filtración (en  $\text{ml ind}^{-1} \text{h}^{-1}$ ),  $V$  el volumen de la cámara experimental (en ml),  $C_{ic}$  y  $C_f$  las concentraciones de algas al inicio corregida por crecimiento (ver antes) y al final de los experimentos (en cel.  $\text{ml}^{-1}$ ) y  $T$  es el tiempo total de filtración (en horas).

### *Análisis estadístico*

Los datos de filtración fueron analizados con un Anova de dos factores con el objeto de detectar diferencias entre las situaciones experimentales planteadas. Sin embargo, a los datos de tasa de filtración por peso seco de tejido hubo que aplicarles una transformación logarítmica ( $\ln(x)$ ) para cumplir con los supuestos de la prueba (ver Anexo, Tabla A2-5). Por otro lado, para las tasas por individuo no se encontró ninguna transformación que permitiera satisfacer los supuestos del Anova. Por ello esta variable fue analizada mediante la prueba no paramétrica de rangos de Kruskal-Wallis. En este caso no se hicieron contrastes, aunque se tomaron los intervalos de confianza como referencia para evaluar

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

diferencias entre tratamientos. Para el resto de los casos, los tratamientos fueron comparados mediante contrastes pareados planeados de efectos principales. La elección de una prueba planeada se basó en que hay información previa para otras especies similares que permite suponer que, en esta especie, las relaciones entre tasa de filtración y los factores talla y temperatura son precisamente del tipo de las sugeridas por los presentes datos (i.e. mayor tasa de filtración al aumentar la temperatura, al menos dentro de cierto rango de temperaturas [Lei, 1993, Aldridge *et al.*, 1995], y mayor tasa individual, pero menor en proporción a su peso, en los animales mayores [Reeders, 1990; ver más adelante]). En cambio, para los efectos simples se usaron contrastes no planeados (prueba de Tukey), dado que resulta complejo prever a priori el sentido de estas relaciones.

Para las tres temperaturas ensayadas se hicieron análisis de regresión de la tasa de filtración individual en función del peso seco. Para todos los tests se tomó  $\alpha=0.05$  como nivel de significación.

### Resultados

Las tasas de filtración de *Limnoperna fortunei* oscilaron entre 134 y 351 ml h<sup>-1</sup> (promedio: 242 ml h<sup>-1</sup>; Desvío Estándar (DE) dentro de grupos: 41.1 - 149.9). Los valores por mg de peso seco de individuo estuvieron entre 9.9 y 29.5 ml mg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (promedio: 18.1 ml mg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>; DE dentro de grupos: 4.4 - 10.0). Estas tasas expresadas en función del peso seco total son 0.77 – 3.09 ml mg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, y en función del peso vivo total 240 – 850 ml g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (las determinaciones de peso y talla realizadas sobre cada uno de los individuos, así como todas las tasas individuales y promedio obtenidas, se muestran en el Apéndice, ver Tablas A2-2 y A2-3).

Normalmente, individuos y temperaturas mayores tuvieron tasas más altas, pero las variaciones individuales fueron grandes. El valor individual más alto, 514 ml h<sup>-1</sup>, fue obtenido a 15°C (en lugar de a la mayor de las temperaturas), mientras que el más bajo, de 45 ml h<sup>-1</sup>, correspondió a un mejillón grande (de 23 mm; en lugar de a uno pequeño, de 15 mm) (Fig. 2-4 y, en el Apéndice, Tabla A2-3).

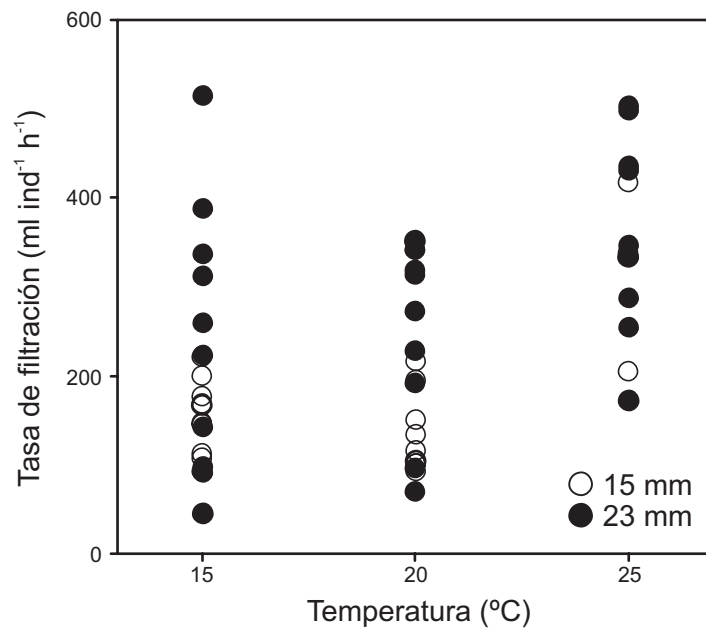


Fig. 2-4. Tasas de filtración medidas en función de la temperatura. Tomado de Sylvester *et al.* (2005).

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

Las asociaciones entre tasa de clareado y biomasa dentro de cada rango de temperatura resultaron débiles: estas variables se correlacionaron positivamente sólo a 20°C, mientras que a 15 y a 25°C, aunque las pendientes fueron positivas, no resultaron estadísticamente significativas (Fig. 2-5<sup>1</sup>). Por otro lado, a pesar de que los mejillones de mayor tamaño filtraron más cantidad de agua por unidad de tiempo que los pequeños, en relación al peso seco estos últimos presentaron tasas de filtración 1.6-1.8 veces mayores (Anova,  $p < 0.000$ , ver Apéndice, Tabla A2-6; ver Fig. 2-6 para las tasas de filtración en función del peso seco, y Fig. A2-2 del Apéndice para las demás relaciones: tasas por individuo, peso seco total, peso vivo y talla).

Del análisis de las tasas de filtración por mg de peso seco en función de la temperatura se desprende que, en términos generales, para las dos clases de talla la actividad filtradora aumenta con la temperatura (ver Fig. 2-6). Sin embargo sólo se encontraron aumentos significativos entre 15 y 25°C y entre 20 y 25°C (contrastes planeados,  $p = 0.000$  y  $0.028$  respectivamente), mientras que los contrastes realizados entre 15 y 20 °C no resultaron significativos ( $p = 0.060$ ) (ver Apéndice, Tabla A2-6).

En el Apéndice se muestran los resultados de crecimiento algal en el control que se usaron para corregir todas las tasas medidas en los experimentos (Tabla A2-7, Apéndice). Se

---

<sup>1</sup> Se hacen notar algunas diferencias entre la Fig. 2-5 y los datos presentados por Sylvester *et al.* (2005) en la revista *Hydrobiologia*: En la publicación de la revista están indicadas de forma confusa las unidades de las ecuaciones de regresión: en la Figura de la publicación el peso seco está expresado en mg, sin embargo las ecuaciones de regresión que se presenta en el epígrafe de la Figura han sido calculadas para pesos secos en g (Fig. 3 en Sylvester *et al.*, 2005). Por otro lado, las ecuaciones de regresión que se muestran en dicha publicación no coinciden exactamente con las aquí presentadas debido a que se adoptó un criterio distinto para los datos que se salían de la tendencia general. Concretamente, hay un dato correspondiente a una réplica del tratamiento 15 mm, 20°C que fue incluido en el trabajo para *Hydrobiologia* y que no se tomó en cuenta en el presente trabajo de Tesis. El cambio de criterio está fundado en que es un registro inusualmente bajo ( $47 \text{ ml ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), que puede deberse a que durante el experimento el mejillón haya sido perturbado por vibraciones que generó el bucito magnético en esa réplica (ver Fig. 3). En cambio, el séptimo dato del tratamiento 23 mm, 25°C no había sido incluido en la publicación en *Hydrobiologia* por tratarse de un individuo de peso seco fuera de lo común (0.039g, el doble que el promedio del resto de su clase de talla de 0.019g) y que exhibió una tasa de filtración relativamente baja (muy baja en función de su peso seco); sin embargo, en este trabajo de Tesis se ha optado por no quitar este dato, ya que el hecho de que sea un individuo inusualmente “gordo” no parece un motivo suficiente para excluirlo del análisis.

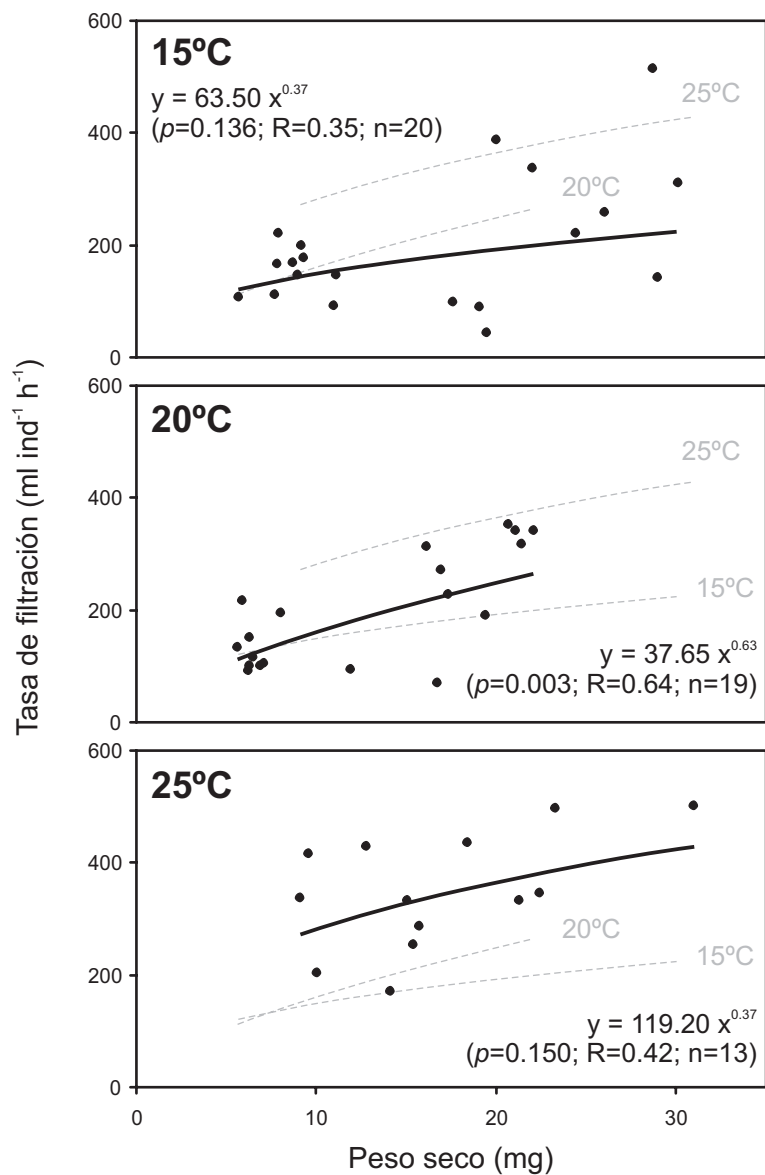


Fig. 2-5. Tasas de filtración en función de la biomasa de los mejillones; todos los datos. Se muestra los parámetros de regresión para las tres temperaturas ensayadas ( $p$  del exponente de  $X$ ).

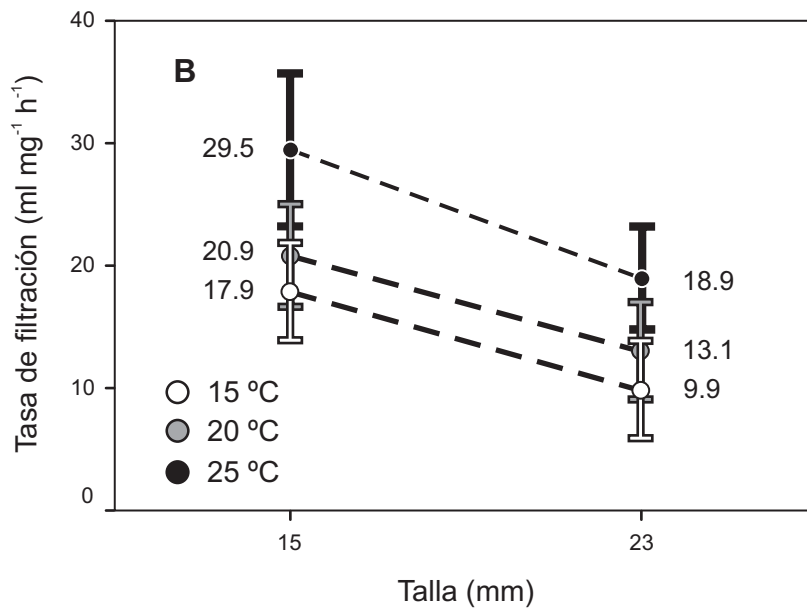
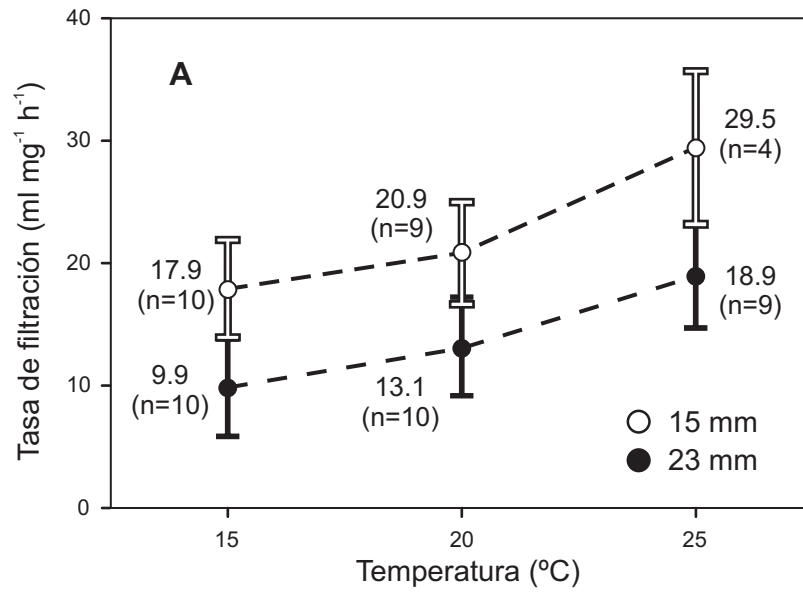


Fig. 2-6. Tasas de filtración por mg de peso seco agrupadas en clases de talla y temperaturas experimentales, en función de la temperatura (A) y de la talla (B). Para cada tratamiento experimental se grafica el promedio y los intervalos de confianza (nivel de significación  $\alpha=0.05$ ). Tomado de Sylvester *et al.* (2005).

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

observó un crecimiento algal moderado (promedio= 2.62%; rango: -1.60, 7.17) sin que hubiera diferencias significativas entre las temperaturas ensayadas (Anova,  $p=0.196$ ).

### **Discusión**

#### *Experimentos de campo vs. trabajos de laboratorio*

Los estudios de laboratorio sobre filtración son ampliamente reconocidos como una herramienta útil para evaluar las tasas de clareado de especies filtradoras (e.g., Kraak *et al.*, 1994; Diggins, 2001; Riisgård, 2001; Dionisio Pires *et al.*, 2004 a), y los resultados que mediante ellos se obtienen normalmente guardan consistencia y son comparables con los derivados de experiencias de campo (e.g., Reeders *et al.*, 1989). Además, por cuestiones prácticas, pueden ser preferibles a los estudios de campo en las etapas iniciales del conocimiento de los ritmos de filtración de una especie (ver más adelante, apartado “*Consideraciones sobre los resultados obtenidos*”). Sin embargo, debe tenerse presente que las extrapolaciones de este tipo de datos a las condiciones en la naturaleza han de hacerse con cautela. Limitaciones asociadas al tipo y concentración del alimento, la época del año, la aclimatación y el diseño experimental pueden alterar los resultados significativamente (e.g. Ten Winkel y Davids, 1982; Reeders *et al.*, 1989; Bastviken *et al.*, 1998; Diggins, 2001).

#### *Tasas de filtración y la temperatura*

Algunos autores han reportado tasas de filtración independientes de la temperatura (Reeders y Bij de Vaate, 1990). Sin embargo, la relación directa entre estas variables que se ha encontrado en este trabajo para *L. fortunei* es consistente con la mayor parte de la información previa sobre animales acuáticos en general, y sobre bivalvos de agua dulce en particular (Jørgensen, 1990; Aldridge *et al.*, 1995; Sprung, 1995). Las tasas de filtración de los animales acuáticos se caracterizan por seguir una relación directa con la temperatura hasta alcanzar un plateau, superado el cual la curva de la actividad filtradora cae

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

abruptamente. Las tasas más elevadas suelen interpretarse como un indicador de condiciones de alimentación óptimas (Reeders y Bij de Vaate, 1990; Lei, 1993). La ausencia de este plateau en nuestros resultados probablemente se deba a que nosotros no alcanzamos a cubrir el extremo superior del rango térmico de la especie. La temperatura del agua en el tramo inferior del delta del Paraná y en el Río de la Plata, que es por donde la especie ingresó a América del Sur por primera vez (Pastorino *et al.*, 1993), oscila entre ca. 10-12°C (en agosto) y 26-28°C (en enero) (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Cataldo y Boltovskoy, 2000). En esta zona las larvas de mejillón dorado están presentes en el agua de forma continua durante nueve meses al año, entre agosto-septiembre y abril-mayo, con densidades que alcanzan a superar las 30 000 larvas/m<sup>3</sup> en el verano austral (diciembre-febrero). Más hacia el norte, río arriba por el Paraná el mejillón ya ha llegado hasta el Pantanal (sur de Brasil), donde el agua alcanza temperaturas de hasta 30-32°C.

### *Tasas de filtración y la talla*

La observación de tasas de filtración proporcionalmente mayores (casi dos veces) en las tallas más bajas (Fig. 2-5 y 2-6) también coincide con datos previos de la literatura. Esto puede deberse a que el tamaño de las branquias (o sea, el aparato filtrador) es proporcionalmente menor en los individuos a medida que crecen, y a las mayores demandas metabólicas de los individuos jóvenes en comparación con los de mayor edad (Kryger y Riisgård, 1988; Reeders y Bij de Vaate, 1990; Segade *et al.*, 2003).

Nuestros resultados muestran que, en valores absolutos, los animales mayores tienen tasas de filtración más elevadas que los de menor tamaño (Fig. 2-5). La pendiente (0.63) de la función de regresión a 20°C (la única estadísticamente significativa y con un R aceptable) se ubicó dentro del rango de valores informados para otros bivalvos filtradores (0.60-0.94, e.g., Walne, 1972; Reeders y Bij de Vaate, 1990; Jørgensen, 1990; Sprung, 1995). El hecho de que la relación entre el peso corporal y la tasa de clareado no resulte significativa ni a 15 ni a 25°C, con toda probabilidad responde a la gran variabilidad originada por las diferencias entre especímenes (además del sesgo experimental). Las diferencias entre individuos parecen ser particularmente importantes en este sentido: en nuestros experimentos detectamos diferencias de hasta el 62% bajo condiciones idénticas



## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

(coeficiente de variación promedio entre réplicas: 37%, ver Tabla A2-8 en el Apéndice). Estas diferencias intraespecíficas en las tasas de filtración parecen ser comunes en otras especies de bivalvos, incluyendo el mejillón cebra (coeficiente de variación en torno al 40%, cf. Berg *et al.*, 1996; Ackerman, 1999; Diggins, 2001).

### *Comparación con otras especies*

La comparación de las tasas de filtración que fueron medidas en el presente trabajo con las reportadas en la bibliografía para otras especies de bivalvos invasores se ve complicada a causa de la enorme variabilidad existente entre los datos publicados (Tabla 2-1). Estas discrepancias responden en parte a diferencias en las condiciones de trabajo (e.g., oxígeno disuelto, velocidad de corriente, período de aclimatación, partículas empleadas como alimento, etc., e.g., Sprung, 1995; Ackerman, 1999), y en parte a diferencias en los protocolos experimentales (Reeders *et al.*, 1989; Jørgensen, 1990; Reeders y Bij de Vaate, 1990). A pesar de estas limitaciones, los datos de la Tabla 2-1 ofrecen un panorama general indicando que las tasas de filtración desarrolladas por *L. fortunei* están entre las más altas medidas para moluscos invasores de agua dulce.

### *Consideraciones sobre los resultados obtenidos*

Anticipamos que los valores aquí presentados corresponden a tasas cercanas al óptimo de individuos filtrando activamente (los períodos de inactividad, marcados por el cierre de valvas, fueron deducidos de los tiempos totales de filtración; ver la sección "Materiales y métodos"). Puesto que en condiciones naturales la filtración activa por parte de los animales puede alternarse con períodos de menor actividad (Horgan y Mills, 1997), estas tasas medidas probablemente superan el promedio diario de individuos elegidos al azar. Además, el tipo de alimento utilizado durante los experimentos (algas unicelulares no tóxicas de diámetro adecuado) es ideal para los mejillones, mientras que en la naturaleza las partículas alimenticias están normalmente mezcladas con otras de escasa o nula palatabilidad. De hecho, con posterioridad a estos ensayos se llevaron a cabo experimentos de pastoreo de campo en mesocosmos en condiciones naturales a lo largo de un día

CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

**Tabla 2-1.** Comparación de las tasas de filtración medidas para el mejillón dorado con las reportadas para otras especies de moluscos invasores.

Temperatura (°C)	Peso <sup>a</sup> , mg (talla, mm)	Referencia	Tasas de filtración	
			(ml ind <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	(ml mg <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )
<i>Corbicula fluminea</i>				
21-24	10-200 (9.2-28.2 <sup>b</sup> )	Buttner y Heidinger, 1981	347	20.5
22	222.5 (29.4 <sup>b</sup> )	Silverman <i>et al.</i> , 1997	489.5	2.2
15	300 (32.8 <sup>b</sup> )	Way <i>et al.</i> , 1990	567 (max.)	1.89
<i>Dreissena polymorpha</i>				
22	4.9-17.1 <sup>c</sup> (10-15)	Berg <i>et al.</i> , 1996	40	4.12
22	41.4-82.3 <sup>c</sup> (20-25)	Berg <i>et al.</i> , 1996	125	2.1
8-22	15.9 (15)	Diggins, 2001	60-170	3.77-10.69
13-17	41.4-55.5 <sup>c</sup> (20-22)	Reeders <i>et al.</i> , 1989	78-170	1.62-3.53
8-22	32.4 (20)	Diggins, 2001	100-225	3.08-6.94
17	13.8-48.1 <sup>c</sup> (14 y 21)	Horgan y Mills, 1997	125-223	4.64-9.06
24	41.4 <sup>c</sup> (20)	Sprung, 1995	375 (max.)	9.06
<i>Dreissena bugensis</i>				
8-22	18.5 (15)	Diggins, 2001	40-200	2.16-10.81
8-22	44 (20)	Diggins, 2001	120-310	2.72-7.04
<i>Limnoperna fortunei</i>				
15-25	8.1-22.2 (15 y 23)	este trabajo	125-350	9.9-29.5

<sup>a</sup> mg de peso seco de tejido, salvo los datos de Way *et al.* (1990), que están expresados en mg de peso seco libre de cenizas

<sup>b</sup> Convertidos a mm a partir de peso seco de tejido mediante las equivalencias de Williams y McMahon (1989)

<sup>c</sup> Convertido a mg a partir de largo de valva mediante las equivalencias de Ross y Lima (1994)

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

completo, obteniéndose tasas sensiblemente inferiores, de entre 20 y 102 ml ind<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (Cataldo *et al.*, 2005). Si bien el dato fisiológico de laboratorio es fundamental como punto de partida, ya que es más confiable por ser metodológicamente más simple y más controlables las variables ambientales, los estudios de campo son más realistas desde el punto de vista ecológico.

Por el contrario, podría ocurrir que las tasas medidas estén subestimadas, si *L. fortunei* requiriese períodos de aclimatación más prolongados para alcanzar todo su potencial filtrador, como ha sido observado por algunos autores para el mejillón cebra (e.g., Reeders *et al.*, 1989; Lee y Chung, 2001). Sin embargo este no parece ser el caso del mejillón dorado, dado que para esta especie no se ha observado variación alguna de la tasa metabólica en función de la aclimatación (Segade *et al.*, 2003). Esto está respaldado, además, por los resultados de las tandas de medición de tasas de filtración a intervalos de 10 min a lo largo de 40 min. Estas mediciones fueron hechas con el fin de detectar la eventual existencia de respuestas dependientes del tiempo, y los resultados que arrojaron fueron negativos (ver la sección "Materiales y métodos" y Tabla A2-4 del Apéndice).

### *Balance energético del mejillón dorado*

Los datos de filtración del mejillón dorado constituyen un elemento clave a la hora de interpretar su impacto sobre el seston y su balance energético. La Fig. 2-7 muestra la energía que un mejillón podría obtener por filtración, en función de las tasas aquí presentadas, a partir del fitoplancton solamente así como del seston en general. Las cifras indican que en el Paraná inferior el fitoplancton sólo no alcanza para cubrir los requerimientos energéticos del mejillón dorado: el fitoplancton llega a cubrir el 97% de los requerimientos basales de energía de un mejillón adulto solamente en otoño, mientras que durante el resto del año (a lo largo de todo el año en el caso de los estadios juveniles) apenas significa entre el 9% y el 76% de estos requerimientos. A pesar de tener mayores tasas de filtración, los individuos más jóvenes están más severamente limitados por alimento que los adultos a causa de que sus demandas metabólicas son considerablemente mayores. Debe tenerse en cuenta que los requerimientos metabólicos que se han empleado en estos cálculos corresponden a los derivados exclusivamente de tasas respiratorias, y por

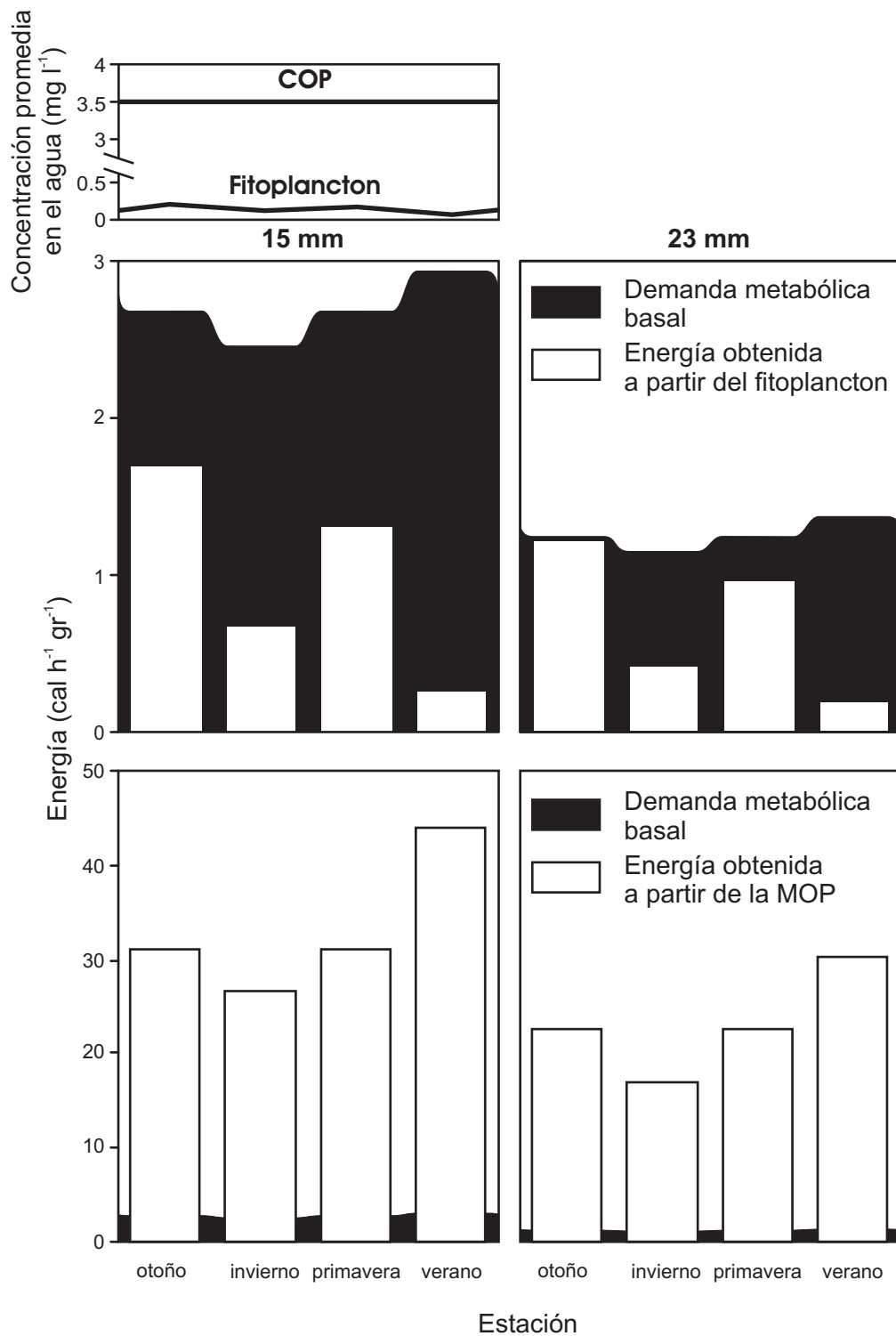


Fig. 2-7. Balance energético del mejillón dorado en el Paraná inferior entre la energía (en cal h<sup>-1</sup> g<sup>-1</sup> de peso seco) teórica obtenida del fitoplancton y del carbono orgánico particulado (COP) y la demanda metabólica basal de la especie. El peso seco promedio del fitoplancton se obtuvo a partir de Boltovskoy *et al.* (1995), y fue recalculado según Reynolds (1984). La demanda metabólica basal fue calculada a partir de las tasas respiratorias reportadas por Segade *et al.* (2003) convertidas a calorías (Schmidt-Nielsen, 1997).

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

tanto subestiman las necesidades energéticas globales del molusco (crecimiento, reproducción, secreciones, etc.) en el largo plazo. Sumado a esto, las tasas de filtración consideradas probablemente corresponden, como ya se dijo, a valores máximos en lugar de promedios, lo cual contribuye a subestimar aún más la escasez del fitoplancton a la hora de mantener las poblaciones de estos animales. Por lo tanto, se postula que el fitoplancton representa apenas una pequeña fracción de la dieta del mejillón dorado, mientras que la fracción mayoritaria está constituida fundamentalmente por materia orgánica particulada. El estuario del Río de la Plata exporta al mar entre 1 y 2 millones de toneladas de carbono orgánico particulado (COP) al año; en un año normal la carga de COP del río Paraná es de alrededor de  $3.5 \text{ mg l}^{-1}$  (Depetris y Kempe, 1993, Guerrero *et al.*, 1997). Cuando todo este material orgánico es tenido en cuenta en los cálculos, el alimento sestónico disponible para el mejillón dorado es más de diez veces más de lo requerido para su metabolismo basal (Fig. 2-7). El exceso es tal que, aún considerando que gran parte de ese material pueda resultar poco apetecible, indigerible, o inapropiado por cualquier otro motivo, debe ser suficiente para cubrir los requerimientos del animal.

### *Impacto sobre el ecosistema*

Se ha visto que tanto en Europa como en América del Norte el mejillón cebrado ejerce un fuerte impacto sobre los cuerpos de agua que invade, en los que disminuye las densidades del plancton, aumenta la transparencia del agua y la profundidad de la zona fótica, al tiempo que promueve el crecimiento de macrófitas y perifiton (Karatayev *et al.*, 1997). El análisis de estos efectos en relación con la llegada del mejillón dorado a Sudamérica es todavía muy incipiente (MacNeill, 2001; Darrigran, 2002; Cataldo *et al.*, 2005; Boltovskoy *et al.*, 2006), pero los datos aquí presentados sugieren que (1) en el tramo inferior del Río de la Plata *L. fortunei* no está limitado por alimento; (2) el impacto de sus poblaciones sobre el fitoplancton es marcado; (3) los efectos de la filtración son probablemente limitados sobre la turbidez (debida en gran medida a sedimento en suspensión que, aún en el caso de que sea captado por los mejillones, no es retenido y, en un sistema lótico como este, es rápidamente resuspendido), pero pueden ser significativos sobre el reciclado de los nutrientes.

## CAP. 2. TASAS DE FILTRACIÓN

Sin embargo, los efectos netos sobre el ecosistema no sólo dependen de las tasas de filtración sino también de las densidades de población. Si bien aún no se cuenta con datos de abundancia de mejillones para grandes superficies, estimaciones puntuales del grado de colonización de superficies aisladas en diversos lugares en los ríos Paraná y Uruguay y en el estuario del Río de la Plata indican que puede alcanzar densidades superiores a 200 000 individuos por metro cuadrado, de los cuales el 80% corresponden a tallas mayores de 1 mm de largo (20% son mayores de 5 mm, Sylvester *et al.*, en prensa). Estas abundancias, asociadas a las elevadas tasas de clareado, sugieren fuertemente que el impacto del mejillón dorado sobre el ecosistema puede ser tan o más acentuado que el reportado para el mejillón dorado en el hemisferio norte. Por el momento, en América del Sur el mejillón dorado ha colonizado sobre todo ambientes lóticos. La naturaleza dinámica de estos ambientes puede hacer que los impactos sean más difícilmente identificables que los constatados en Europa y América del Norte, en donde gran parte de los estudios se han realizados en lagos y embalses. Sin embargo, también existen datos sobre la influencia del mejillón cebra en las características químicas y biológicas de sistemas fluviales, que indican que los impactos son comparables a los producidos sobre cuerpos de agua lénticos (Effler *et al.*, 1996; Caraco *et al.*, 1997; Pace *et al.*, 1998).

A continuación se hacen algunos cálculos sencillos para tener una idea de la magnitud de este impacto, que queda enmascarada por las unidades que se manejan en los trabajos de filtración. Cerca de su desembocadura en el Río de la Plata, el río Luján tiene un caudal de unos 100 a 200 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>. Una estimación grosera de la abundancia de *L. fortunei* en un metro lineal del río Luján a esta altura (incluyendo tablestacados y otras defensas costeras, muelles, escaleras, raíces, troncos, cascos a pique y demás desechos sólidos en las costas y el lecho) sería de unos 100 000 organismos. Si cada uno de ellos filtra unos 200 ml de agua por hora (Fig. 2-4; Tabla A2-3 del Apéndice), las poblaciones de los 5 Km del curso inferior del río estarían procesando hasta casi una tercera parte del caudal total de este curso de agua. Vale la pena destacar que el último tramo del Luján tiene más de cien metros de ancho y una profundidad de cuatro a cinco metros, y es navegable por embarcaciones de gran porte. Obviamente, en los ríos y arroyos menores (donde aumenta la relación sustrato y costas vs. caudal) el impacto de esta filtración es proporcionalmente mucho más importante, y también lo es en los cuerpos lénticos, donde el tiempo de residencia del agua es mucho mayor.

## Capítulo 3. Predación de *Limnoperna fortunei* por peces y otros consumidores

### Introducción

El capítulo anterior reseña brevemente la enorme capacidad que tiene *L. fortunei* para modificar los ambientes invadidos. No hay duda de que eventos biológicos catastróficos como el analizado pueden afectar profundamente ecosistemas enteros, al punto de que los invasores pasan a monopolizar gran parte de los recursos energéticos disponibles. En el caso de los organismos filtradores bentónicos de agua dulce muchos estudios se han centrado en la alteración de las condiciones originales debido a la actividad filtradora. Por el contrario, los cambios a nivel de comunidad y de ecosistema, generados por el impacto que tiene el nuevo recurso trófico que significa el invasor, han recibido comparativamente menos atención. Los efectos en cascada que tienen este tipo de alteraciones de la red trófica pueden ser muy importantes (Power, 1992; Ruetz *et al.*, 2002; Thorp y Casper, 2003), pero para su análisis es necesario contar con evaluaciones cuantitativas de la producción y el consumo involucrados. Los datos disponibles sugieren que la magnitud de este impacto es muy variable. En América del Norte se han reportado resultados muy diferentes, que van desde impactos insignificantes de los predadores sobre *D. polymorpha*, hasta el control efectivo del crecimiento de la población de mejillones (e.g., Stewart *et al.*, 1998a; Bartsch *et al.*, 2005). A su vez, para los predadores del mejillón en unos casos se ha observado un aumento de la productividad y del crecimiento como resultado de la nueva fuente de alimento (Poddubnyi, 1966), mientras que en otros la predación del invasor ha tenido efectos negativos para sus consumidores (French y Bur, 1996). De manera que la pregunta sobre la relación de estos bivalvos invasores con sus predadores sigue siendo controvertida. Es probable que la falta de coincidencia entre estos estudios se deba a que los efectos son muy dependientes de las condiciones particulares de cada ambiente analizado, en particular la cantidad y tipo de alimento de los moluscos. La mayoría de estos trabajos fueron llevados a cabo en aguas lénticas (French y Bur, 1993; Johannson *et al.*, 2000; Dermott y Kerec, 1997) o lólicas (Strayer *et al.*, 2004) más bien claras, que

difieren radicalmente de las aguas turbias del río Paraná, pobres en plancton y muy ricas en material orgánico particulado (POM) de origen detrítico.

El estudio que se presenta a continuación (actualmente en prensa en *Austral Ecology*, Sylvester *et al.*, en prensa), constituye el primer intento de evaluar en forma cuantitativa el impacto de los predadores sobre las poblaciones de *L. fortunei* en el delta del Paraná inferior. Además, se discuten, en base a evidencias directas e indirectas, los efectos que tiene la presencia de este nuevo ítem alimentario para una amplia gama de consumidores, y se presentan datos colaterales que sugieren que la colonización de América del Sur por parte de este bivalvo ha producido ya profundos impactos ecológicos y económicos.

### **Materiales y métodos**

El 6 de noviembre de 2002 se colocaron doce sustratos en el río Carapachay (primera sección de Islas del delta del Paraná, Provincia de Buenos Aires, 33°23'55"S, 58°35'41"W). Cada sustrato constaba de cuatro áreas de colonización, a saber: un sector abierto (sin malla protectora), y tres sectores o "jaulas" idénticos al primero pero protegidos mediante mallas de 5, 15 y 40 mm de poro. Todas las jaulas estaban construidas enteramente en materiales plásticos sin elementos metálicos oxidables (argollas, alambres, etc.) que pudieran interferir con el asentamiento de los organismos (Fig. 3-1). En este diseño experimental se asumió que las jaulas desprotegidas simulaban las condiciones naturales en el campo, en las que el crecimiento de la población está controlado por el pastoreo. Si bien es cierto que el comportamiento de estructuras artificiales sintéticas (PVC) puede diferir del de superficies naturales, a los efectos de este trabajo estas jaulas representan una aproximación razonable. Las jaulas de 15 y 40 mm representaban condiciones de protección parcial, en las que los predadores grandes se vieron excluidos. Finalmente, las jaulas recubiertas con malla de 5 mm representaban condiciones sin predadores grandes y, a los efectos de algunos de los análisis llevados a cabo, una situación en la que las densidades poblacionales son independientes del pastoreo pero están sujetas a otros condicionamientos, tales como la competencia intraespecífica por espacio y alimento, la colmatación con barro, etc.



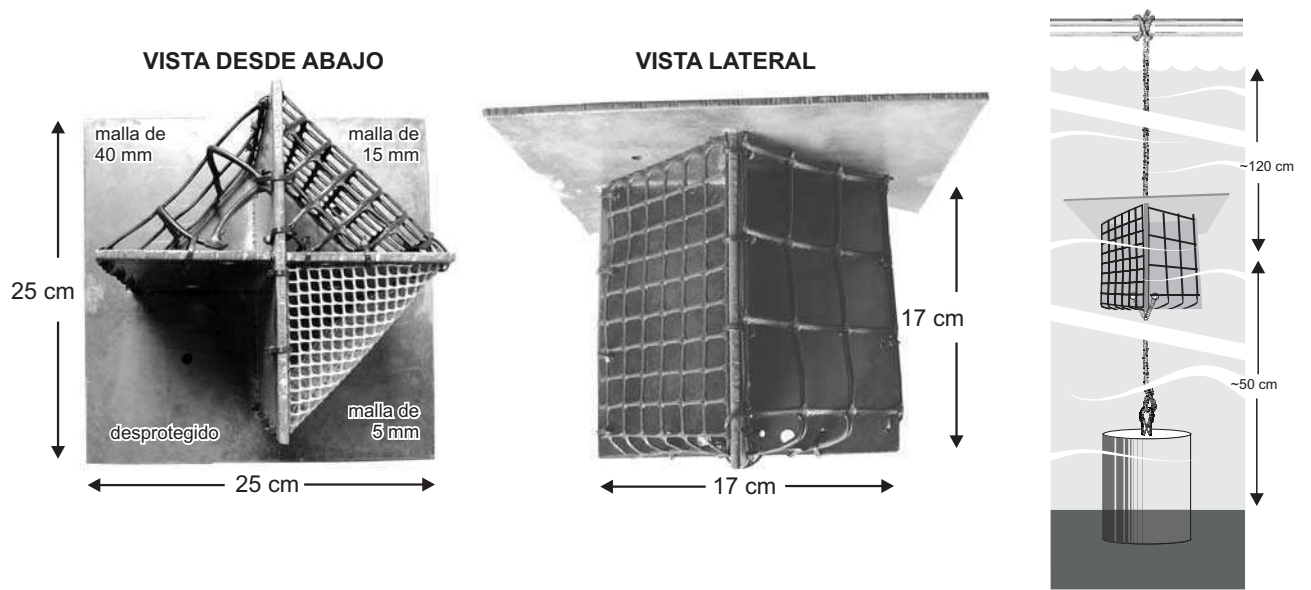


Fig. 3-1. Jaulas experimentales empleadas y esquema general de su disposición en el río. Tomado de Sylvester *et al.* (en prensa).

### CAP. 3. PREDACIÓN

Las jaulas estuvieron colgadas de un muelle a 1 m de profundidad aproximadamente (variable en función de la altura del agua), a 0.5 m del fondo y firmemente fondeadas mediante lastres de 20 kg (Fig. 3-1). El delta del Paraná, donde se llevaron a cabo los experimentos, está sujeto al régimen mareal del río de la Plata, de manera que hay variaciones del nivel del agua de  $\pm 0.5$  m, pero además ocasionalmente el viento aumenta este rango de oscilación hasta 2 m. En consecuencia, en unas pocas oportunidades a lo largo del período experimental las jaulas se encontraron fuera del agua o a profundidades de 2-3 m durante cortos intervalos de tiempo (12 h como máximo). No obstante, evidentemente *L. fortunei* está adaptada a estas fluctuaciones, puesto que en la zona de trabajo los sustratos disponibles a la misma profundidad se encuentran densamente colonizados por la especie.

Entre el 19 de diciembre de 2002 y el 15 de junio del 2004 se procedió a extraer las jaulas secuencialmente a intervalos de 37-67 días, de manera que el período total de exposición fue de dos a dieciocho meses. Cada jaula fue fotografiada con y sin la malla protectora (con excepción de las dos primeras fechas de muestreo). Una vez retirada la malla de cada jaula todo el crecimiento acumulado fue cuidadosamente colectado con la ayuda de una hoja de bisturí y guardado por separado para los cuatro tipos de jaula. Además, con miras al posterior análisis de la fauna de invertebrados bentónicos asociados (ver capítulo siguiente), en cada jaula se almacenaron por separado la fracción correspondiente a las zonas que a simple vista estaban colonizadas con mejillones y la correspondiente a las zonas no colonizadas por *L. fortunei* (Figs. A3-1 y A3-2). Todas las muestras fueron recogidas sobre un tamiz de 70  $\mu\text{m}$ . Se estimaron las densidades y las estructuras de tallas de las poblaciones de *L. fortunei* asentadas en las jaulas sobre la base de muestras enteras o de fracciones al azar con al menos cien mejillones de menos de 1 mm de talla (se midió y contó un total de 8897 individuos), y cien de más de 1 mm (12 093 individuos en total). El submuestreo se llevó a cabo con ayuda del submuestreador Folsom (McEwen *et al.*, 1954) para los individuos <1mm, y por gravimetría en el caso de los >1 mm. En cada fecha de muestreo se midió la temperatura, y se tomó una muestra de plancton filtrando 160 l de agua de río a través de una malla de 70  $\mu\text{m}$  con el objeto de evaluar la densidad de larvas en el agua. Todas las muestras fueron fijadas al 3% con formaldehído neutralizado con carbonato de calcio. En la Fig. A3-3 (ver Apéndice) se muestra un esquema de este procedimiento.

## CAP. 3. PREDACIÓN

A partir del 23 de marzo de 2004 (esto es, en las tres últimas fechas de muestreo) se observó una intensa acumulación de barro en las jaulas de malla de 5 mm, y, en menor medida, en las jaulas de 15 mm de malla a partir del 29 de abril de 2004 (últimas dos fechas de muestreo) (ver Apéndice, Fig. A3-1).

Los datos de biomasa están basados en las regresiones peso seco-talla reseñadas en el Cap. 1 del presente trabajo.

Para comparar los efectos del tipo de malla y del tiempo sobre la abundancia y la biomasa de mejillones, se usó un Anova de dos factores sin replicación. Se hace notar que, dado que todas las jaulas extraídas en una misma fecha de muestreo son parte de un mismo armazón, en rigor no se pueden separar las diferencias temporales de las espaciales. Por este motivo los patrones temporales expuestos deben ser tomados con precaución. Para poder cumplir con los supuestos de la prueba fue necesario transformar los datos ( $\ln(x)$ ). El supuesto de no aditividad fue verificado mediante la prueba de Tukey. Se hicieron contrastes pareados no planeados entre los distintos tipos de jaula mediante la prueba de Duncan. Debido a las limitaciones del diseño recién expuestas no se realizaron contrastes entre fechas de muestreo (de todas maneras, para los propósitos del presente estudio el interés de este tipo de comparaciones es muy marginal).

### Resultados

Todas las jaulas fueron colonizadas por larvas de *L. fortunei*, y para fines del primer año de exposición presentaban poblaciones en crecimiento con individuos que iban de <1 a >20 mm de largo (ver Apéndice, Fig. A3-1). La actividad reproductiva de los mejillones en el área, el reclutamiento de juveniles en las jaulas, el crecimiento después del asentamiento, la predación, así como otras fuentes de mortandad se encuentran resumidos en la Fig. 3-2. Los datos de abundancia y biomasa de mejillones en todas las jaulas y fechas de muestreo se presentan en la Tabla 3-1, y en el Apéndice se detalla cómo se distribuyen estas abundancias y biomasa a lo largo del espectro de tallas (Tablas A3-1 y A3-2 del

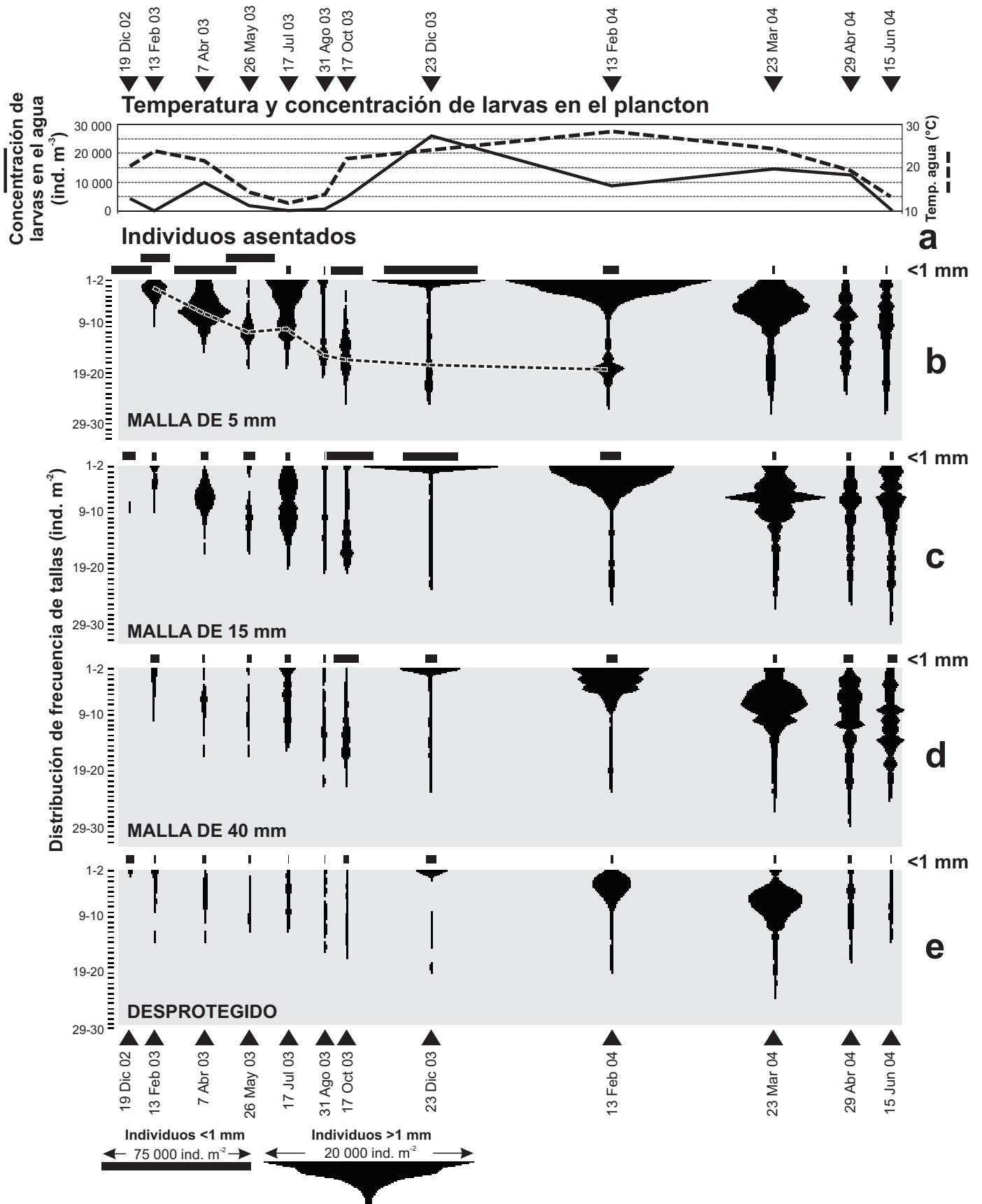


Fig. 3-2. Temperatura del agua, concentración de larvas en el plancton, y abundancia y estructura de tallas de los mejillones registrados en los cuatro tipos de jaulas a lo largo del periodo experimental. La línea punteada en b sugiere el crecimiento de la primera cohorte que se asentó en las jaulas. Tomado de Sylvester *et al.* (en prensa).

### CAP. 3. PREDACIÓN

**Tabla 3-1.** Densidad y biomasa de *L. fortunei* en las jaulas a lo largo del periodo experimental.

Fecha	Malla de 5 mm		Malla de 15 mm		Malla de 40 mm		Desprotegido	
	Ind. m <sup>-2</sup> [%ind.<1 mm]	Biomasa [g m <sup>-2</sup> ]	Ind. m <sup>-2</sup> [%ind.<1 mm]	Biomasa [g m <sup>-2</sup> ]	Ind. m <sup>-2</sup> [%ind.<1 mm]	Biomasa [g m <sup>-2</sup> ]	Ind. m <sup>-2</sup> [%ind.<1 mm]	Biomasa [g m <sup>-2</sup> ]
19-dic-02	79 515 [100]	0.5	26 454 [100]	0.4	16 364 [100]	0.1	16 362 [99]	0.1
13-feb-03	66 409 [89]	8.6	10 299 [83]	2.1	6732 [73]	3.0	4994 [70]	2.2
7-abr-03	150 148 [83]	102.6	24 798 [60]	45.7	11 397 [84]	10.0	9332 [83]	3.8
26-may-03	102 485 [95]	70.8	25 040 [90]	30.8	13 667 [94]	8.0	5477 [95]	3.0
17-jul-03	34 858 [26]	121.1	29 562 [33]	171.9	13 741 [39]	58.4	3082 [29]	7.9
31-ago-03	7172 [31]	71.9	4200 [27]	41.8	2231 [21]	28.7	813 [37]	4.0
17-oct-03	70 336 [90]	172.9	99 746 [92]	170.2	55 276 [90]	112.3	11 945 [91]	15.1
23-dic-03	202 980 [92]	160.3	124 223 [88]	58.6	30 120 [77]	19.1	23 708 [87]	5.4
13-feb-04	98 985 [32]	333.5	95 791 [43]	211.4	56 034 [38]	96.9	23 164 [21]	50.0
23-mar-04	57 038 [05]	387.3	52 359 [15]	400.2	57 369 [13]	425.8	38 151 [12]	242.9
29-abr-04	25 236 [32]	211.1	26 294 [35]	247.1	46 150 [40]	405.2	12 430 [64]	34.4
15-jun-04	21 908 [23]	243.1	35 854 [27]	358.7	41 694 [44]	397.3	4282 [54]	12.8

### CAP. 3. PREDACIÓN

Apéndice). La colonización fue significativamente diferente entre jaulas (Tablas 3-1 y 3-2), y entre fechas de muestreo (Tabla 3-1).

El reclutamiento exhibió un patrón estacional. La Fig. 3-2b y la Tabla A3-1 del Apéndice ilustran los cambios de la abundancia y la estructura de tallas de los mejillones en las jaulas con malla de 5 mm. Puesto que la mayoría de los predadores fueron excluidos en las jaulas protegidas por esta malla, asumimos que el desarrollo de esta población estuvo regulado fundamentalmente por el reclutamiento, la predación por parte de pequeños invertebrados, así como la competencia interespecífica con estos grupos, y por condicionamientos intraespecíficos denso-dependientes. Tanto la abundancia de mejillones <1 mm en las jaulas con malla de 5 mm (Fig. 3-2b, Tabla A3-1 del Apéndice), como las densidades de larvas en el plancton (Fig. 3-2a, Tabla A3-1 del Apéndice) muestran un fuerte reclutamiento entre diciembre de 2002 y mayo de 2003. Como era de esperar según estudios previos (e.g., Boltovskoy y Cataldo, 1999; Cataldo y Boltovskoy, 2000), las larvas estuvieron prácticamente ausentes del plancton desde julio hasta agosto, y en esos meses el reclutamiento descendió hasta cerca de cero. En octubre hubo una recuperación dramática de la reproducción, como lo indican tanto las densidades de larvas en el plancton como las de mejillones <1mm asentados en las jaulas (Fig. 3-2a, b y Tabla A3-1 del Apéndice). En diciembre de 2003 el reclutamiento de juveniles dio lugar a un pico muy marcado en la franja de tallas de 2-3 mm. Esta cohorte se aprecia claramente en febrero de 2004, con una cola en torno a las tallas de 5 mm, y también en marzo de 2004, cuando la clase modal se ubica ya en los 6-7 mm (Fig. 3-2b, Tabla A3-1 del Apéndice). Sin embargo, a pesar de que las larvas en el plancton fueron tan abundantes en febrero-abril de 2004 como al final del verano y otoño del año previo (Fig. 3-2a, Tabla A3-1 del Apéndice), los reclutamientos de juveniles <1 mm fueron escasos en febrero y, especialmente, en marzo y abril de 2004 (Fig. 3-2b, Tabla A3-1 del Apéndice).

La estructura de tallas de la población de las jaulas con malla de 5 mm estuvo caracterizada por un fuerte predominio numérico de los animales de menos de 1 mm. En promedio, estos juveniles representaron más del 70% de los mejillones de estas jaulas (Fig. 3-3). Las abundancias cayeron bruscamente en el siguiente intervalo de tallas (1-2 mm), y descendieron suavemente a partir de ahí (Fig. 3-3). Sin embargo, en términos de biomasa estos animales de pequeña talla fueron comparativamente poco importantes.

CAP. 3. PREDACIÓN

**Tabla 3-2.** Resultados del Anova de dos factores sin replicación para abundancia y biomasa [entre corchetes] de mejillones.

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	<i>p</i>
Jaulas	22.8 [37.2]	3	7.6 [12.4]	24.8 [31.0]	<0.001 [<0.001]
Fechas de muestreo	33.3 [175.6]	11	3.0 [16.0]	9.9 [39.9]	<0.001 [<0.001]
Error	10.1 [13.2]	33	0.3 [0.4]		

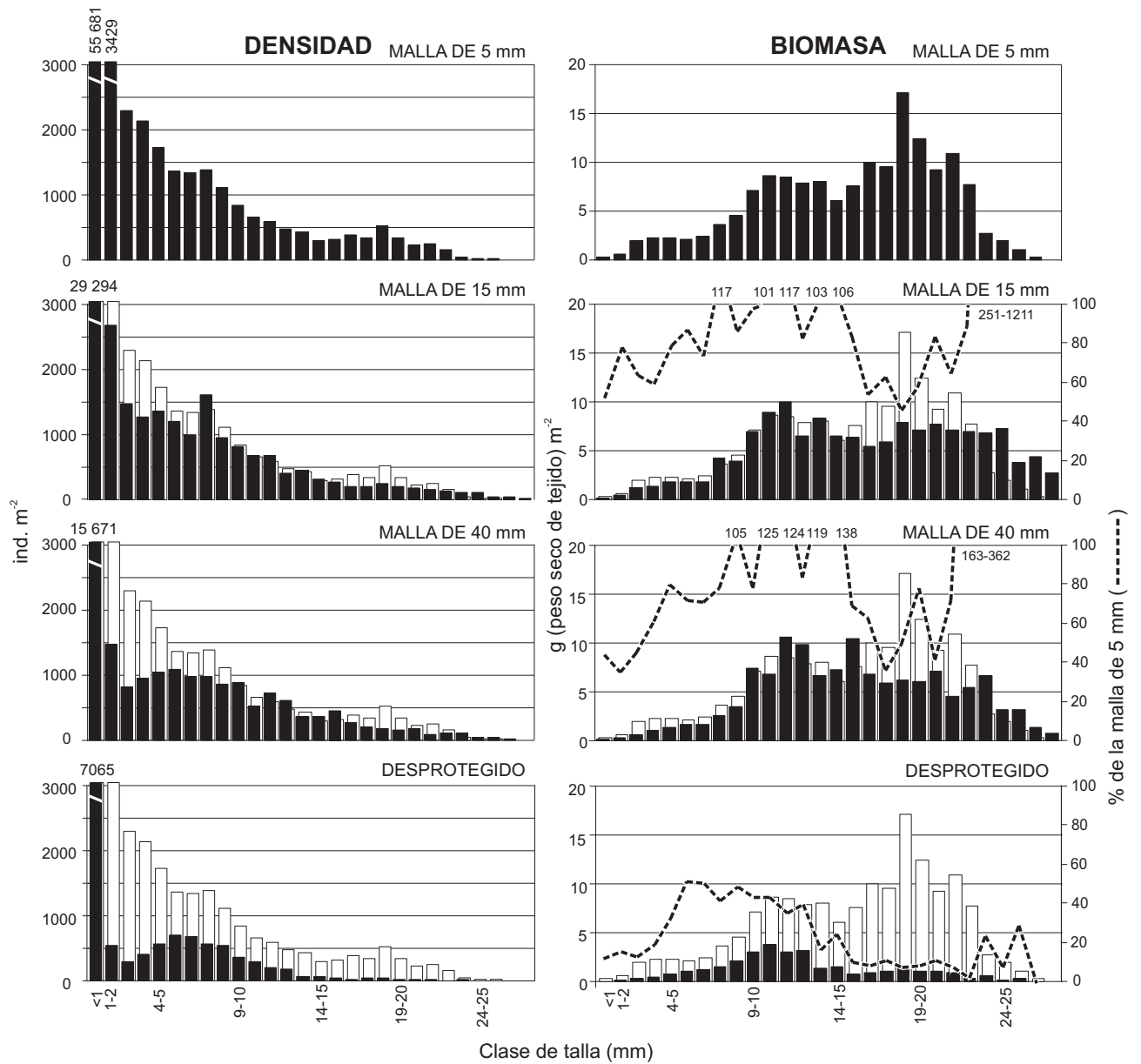


Fig. 3-3. Abundancias y biomazas (peso seco de tejido) de mejillones por metro cuadrado promedios en el tiempo en las jaulas con malla protectora (5, 15 y 40 mm) y en la desprotegida. Para facilitar las comparaciones los datos de la jaula con malla de 5 mm están indicados (barras blancas) en los gráficos de las otras tres jaulas. En línea punteada se ilustra qué proporción de los valores (de individuos y biomasa) de la jaula con malla de 5 mm hay en las otras tres jaulas. Tomado de Sylvester *et al.* (en prensa).



### CAP. 3. PREDACIÓN

Efectivamente, los mejillones de menos de 5 mm, que representaron el 85% de los individuos registrados, sumaron menos del 5% de la biomasa total. La mayor parte del tejido orgánico total estuvo representada por animales de entre 10 y 23 mm (Fig. 3-3). Las jaulas con malla de 5 mm presentaron acumulación de barro a partir de marzo de 2004 (Fig. A3-1, Apéndice). La biomasa promedio de *L. fortunei* en estas jaulas a lo largo de todo el período experimental fue de 157 g de tejido seco m<sup>-2</sup>, con un valor máximo de 387 g m<sup>-2</sup> registrado en marzo de 2004 (Fig. 3-4, Tabla 3-1).

Las jaulas desprotegidas ofrecieron un panorama radicalmente distinto (Fig. 3-2e, Tabla 3-1, Tabla A3-1 del Apéndice). La abundancia y la biomasa fueron en todo momento significativamente menores que en las jaulas protegidas (Figs. 3-2, 3-4, Tabla 3-3, Tablas A3-1 y A3-2 del Apéndice). El impacto de la predación fue marcado a lo largo de todo el rango de tallas, aunque atenuándose un poco alrededor de los 7-14 mm (Fig. 3-3). En promedio para todas las clases de talla y todas las fechas de muestreo las jaulas totalmente abiertas a los predadores presentaron un 79% menos de mejillones (85% menos en términos de biomasa) que los registrados en las jaulas en las que se excluyó a los predadores. Sin embargo, este efecto no se distribuyó homogéneamente sobre todo el espectro de tallas: los estadios juveniles recién asentados fueron los más afectados por la falta de protección. Así, mientras que para los animales <1 mm las jaulas desprotegidas presentaron tan sólo el 13% de los hallados en las protegidas con malla de 5 mm, para los >1 mm la misma cifra ascendió al 27% (Fig. 3-3). Con excepción de las muestras tomadas en marzo de 2004, la proporción de mejillones (abundancia y biomasa) eliminados en las jaulas desprotegidas (en comparación con las protegidas) fue, a grandes rasgos, constante a lo largo del período experimental (Fig. 3-4).

En las jaulas con malla de 15 y 40 mm la pérdida de individuos y biomasa de *L. fortunei* (en comparación con las jaulas con malla de 5 mm) fue en general menor que la registrada para las jaulas desprotegidas (Figs. 3-2, 3-3 y 3-4, Tabla 3-1, Tablas A3-1 y A3-2 del Apéndice), pero en la mayoría de los casos las diferencias con las jaulas de 5 mm siguieron siendo significativas (Tabla 3-3). Como era de esperar, hubo una relación directa no lineal entre el tamaño del poro de la malla protectora y el impacto de la predación. De esta manera las jaulas con malla de 15 y 40 mm presentaron, en promedio a lo largo del periodo experimental, el 74 y el 62% de los mejillones presentes en las jaulas con malla de 5 mm,

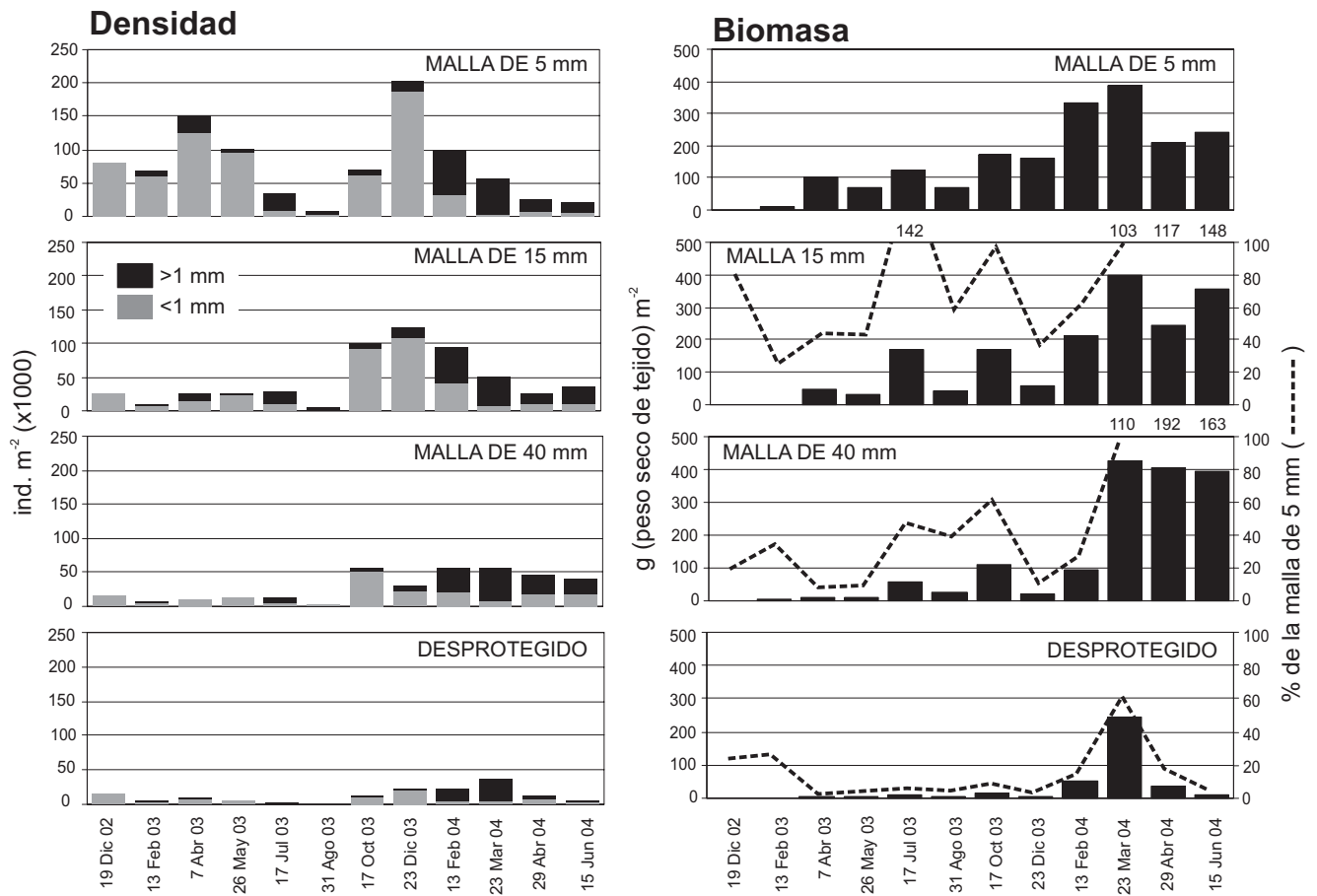


Fig. 3-4. Evolución de la abundancia y la biomasa de *L. fortunei* en las jaulas a lo largo del periodo experimental. La línea de puntos ilustra la proporción de los valores (de individuos y biomasa) de la jaula con malla de 5 mm que hay en las otras tres jaulas. Tomado de Sylvester *et al.* (en prensa).

### CAP. 3. PREDACIÓN

**Tabla 3-3.** Significación ( $p$  de la prueba de Duncan) de las comparaciones no planeadas de la abundancia y la biomasa [entre corchetes] de mejillones entre jaulas.

	Malla de 15 mm	Malla de 40 mm	Desprotegido
Malla de 5 mm	0.021 [0.172]	<0.001 [0.001]	<0.001 [<0.001]
Malla de 15 mm		0.054 [0.030]	<0.001 [<0.001]
Malla de 40 mm			<0.001 [<0.001]

respectivamente (80 y 61% en términos de biomasa). Tampoco aquí se distribuyeron uniformemente a lo largo del espectro de tallas de la población los mejillones faltantes de estas jaulas, sino que se concentraron principalmente en las tallas menores (de 1 a 6 mm, Fig. 3-3). Hacia el fin del período experimental los mejillones de mayor talla (23 a 26 mm) fueron a menudo más abundantes en las jaulas de protección intermedia que en la de malla de 5 mm (Fig. 3-3), probablemente por la acumulación de barro en estas últimas.

### **Discusión**

#### *Mortalidad*

Como era de esperar, nuestros resultados indican que la mortalidad más elevada tiene lugar justo después del asentamiento, en tallas por debajo del milímetro, en las que se pierde el 93% de los juveniles. En el mejillón cebrá son comunes las mortalidades elevadas por encima del 99% (e.g., Lewandowski, 1982; Sprung, 1989), lo cual indica que valores como los nuestros son usuales para moluscos bisados de agua dulce. En los animales >1 mm la mortalidad entre clases de tallas sucesivas decae abruptamente, y se ubica en torno al 20% para el intervalo de tallas entre 2 y 23 mm. Estos datos indican que aproximadamente el 2% de los animales que alcanza el estadio de asentamiento sobrevive hasta la primera reproducción (que tiene lugar a una talla de unos 7 mm, Darrigran *et al.*, 1999), y tan sólo el 0.5% llega al año de vida (a 20 mm aproximadamente, Boltovskoy y Cataldo, 1999). La cantidad de individuos disminuye bruscamente durante el invierno, principalmente debido al cese del reclutamiento y, probablemente, a un incremento de la mortalidad. Esta mortalidad del invierno también afecta en mayor medida a las tallas menores, en virtud de lo cual la biomasa de mejillones no disminuye durante esa estación.

La alta mortalidad de los estadios juveniles de bivalvos de agua dulce ha sido comúnmente atribuida a la falta de sustrato apropiado para el asentamiento, y a condiciones ambientales desfavorables (Lewandowski, 1982; MacIsaac *et al.*, 1991). Sin embargo, los elevados valores de mortalidad de las larvas de *D. polymorpha* en el lago Erie no pueden explicarse sin tener en cuenta otro factor: la predación interespecífica por parte de mejillones adultos

## CAP. 3. PREDACIÓN

(MacIsaac *et al.*, 1991). Los datos aquí presentados parecen apuntar a que este fenómeno es responsable de la disminución del reclutamiento de *L. fortunei* que se observa durante el segundo verano estudiado (febrero, marzo y abril de 2004) con respecto del verano anterior (febrero a abril de 2003), por varios motivos: por un lado, porque la concentración de larvas en el agua no disminuye de un verano a otro (de hecho, en 2004 es mayor que en 2003; Fig. 3-2, Tabla A3-1 del Apéndice); y por otro, porque no parece haber diferencias aparentes de un año a otro en cuanto a las condiciones ambientales y las características del sustrato, con excepción de la presencia de una profusa colonia de mejillón dorado en las jaulas hacia el segundo verano. En consecuencia, el canibalismo de larvas por los mejillones adultos constituye una explicación probable de los bajos niveles de reclutamiento observados en 2004 (Fig. 3-2b, Tabla A3-1 del Apéndice).

### *Predación*

Nuestros resultados sugieren que el impacto de la predación sobre el mejillón dorado es muy fuerte y, además, que los predadores se distribuyen en un amplio espectro de tallas. Como se indicara con anterioridad, el promedio de la biomasa “faltante” en las jaulas con malla de 15, 40 mm y desprotegidas (con respecto a las jaulas con malla de 5 mm) fue del 20, 39 y 85%, respectivamente. Estas cifras probablemente subestiman el impacto real del consumo porque la acumulación de barro en las jaulas con malla de 5 mm hacia el final del período experimental enmascaró el crecimiento de sus poblaciones, disminuyendo de esta manera las diferencias con respecto de los otros tres tipos de jaula. Si consideramos un período experimental más corto, que no incluya las tres últimas fechas de muestreo en las que se produce la acumulación de barro, obtenemos tasas de consumo más altas: 34, 70 y 89% (para las jaulas de 15, 40 mm de malla y desprotegidas, respectivamente). Otra fuente de sesgo que puede haber contribuido a la subestimación de las tasas de consumo radica en el hecho de que los animales de las jaulas con malla de 5 mm, que son usados como nivel de base para nuestras comparaciones, probablemente también están sujetos a cierto grado de predación por parte de pequeños invertebrados. En el capítulo siguiente se analizan los grupos de invertebrados que se encontraron asociados a los lechos del mejillón dorado dentro de las jaulas, muchos de los cuales pueden preda sobre el molusco (ver más adelante, apartado “*Predadores potenciales*” y Cap. 4). Sin embargo, el eventual efecto de

### CAP. 3. PREDACIÓN

predadores en las jaulas con malla de 5 mm no puede ser medido con estos datos por carecerse de un tratamiento testigo con predación incuestionablemente nula.

Como era de esperar, el impacto de predación estuvo asociado tanto a la clase de talla de los mejillones como al tamaño de poro de la malla protectora. En términos generales, los mejillones de menos de 6 mm y aquellos entre 15 y 22 mm desaparecieron en mayor proporción que el resto. El mayor impacto sobre los mejillones pequeños probablemente responda a su consumo por parte de un más amplio espectro de predadores, incluyendo no sólo a los predadores más pequeños (imposibilitados de pastorear sobre los mejillones grandes), sino también algunos consumidores de gran tamaño que inclusive pueden mostrar preferencia por estos mejillones de reducida talla (Molloy *et al.*, 1997). Además, los mejillones menores pueden resultar más vulnerables a la predación por encontrarse normalmente en la superficie de los lechos (Morrison *et al.*, 1997). Esta apreciación está respaldada por la influencia del tamaño de la malla en las distribuciones de frecuencia de tallas: así, mientras que para los animales pequeños la disminución de la densidad a medida que el grado de protección era menor fue gradual (Fig. 3-5a), para los mayores la tasa de supervivencia fue homogéneamente alta en las tres jaulas con protección y mucho menor en la desprotegida (Fig. 3-5b). Esto confirma la incidencia de un espectro de predadores de talla pequeña-mediana, capaces de alimentarse de mejillones de pequeña talla exclusivamente, en las jaulas de malla grande (15 y 40 mm) así como en las desprotegidas. Los mejillones grandes, por el contrario, fueron consumidos exclusivamente por predadores grandes, capaces de acceder a las jaulas desprotegidas, pero excluidos de todas aquellas que poseían malla protectora.

Por el contrario, el segundo pico de presión de predación, que aparece alrededor de los 15-22 mm, parece un artefacto asociado al uso de proporciones (en lugar de valores absolutos) a la hora de estimar el impacto de pastoreo. Dado que el nivel de base utilizado para medir la presión de pastoreo son los mejillones registrados en las jaulas de 5 mm de poro de malla, la percepción de una predación más intensa puede resultar, tanto de una mayor predación en las jaulas menos protegidas, como de una supervivencia excepcional en las de referencia (malla de 5 mm), así como de una combinación de ambas. Como puede observarse en las Figs. 3-2 y 3-3, en las jaulas de 5 mm de malla la clase de talla de 15-22 mm está representada por una cohorte particularmente exitosa (en términos de

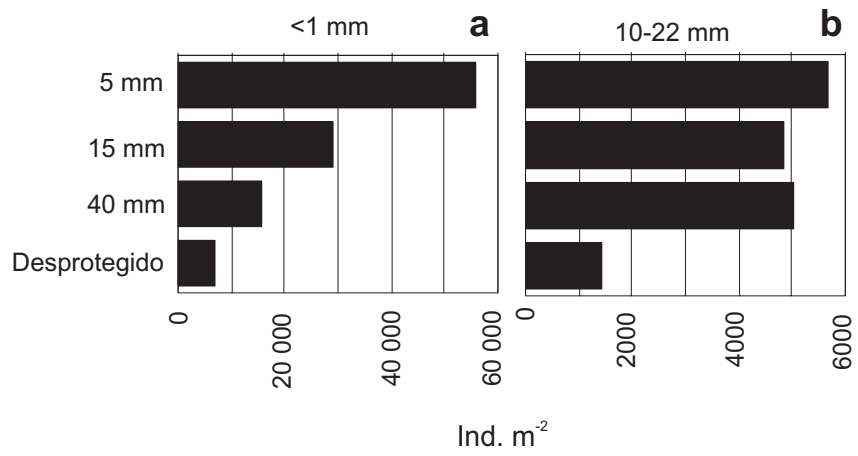


Fig. 3-5. Densidades promedio de dos clases de talla de mejillones en los cuatro tipos de jaulas experimentales. Tomado de Sylvester *et al.* (en prensa).

## CAP. 3. PREDACIÓN

subsistencia), que fue reclutada al inicio del período experimental (línea de puntos en la Fig. 3-2). De esta manera, el relativamente alto impacto de predación que aparentemente soporta este intervalo de tallas en las jaulas menos protegidas probablemente sea un artefacto debido a la mayor supervivencia de esta cohorte en las jaulas de referencia (5 mm de malla), y no a su eliminación selectiva de las primeras.

Nuestros datos indican que a lo largo del período experimental se eliminaron de las jaulas desprotegidas un promedio de unos 0.36 g de tejido seco por m<sup>-2</sup> por día. Esto equivale a 17 g de masa viva entera (incluyendo la valva) por día, o una cosecha de alrededor de 6 kg al año por cada metro cuadrado de sustrato duro.

### *Predadores potenciales*

La sección inferior del delta del Paraná es habitada por numerosos vertebrados capaces de preda sobre adultos del mejillón dorado, pero, con excepción de los peces, prácticamente no existen datos sobre los consumidores del bivalvo.

Entre los mamíferos, el osito lavador (*Procyon cancrivorus* [Cuvier, 1798]), la nutria gigante [*Pteronura brasiliensis* [Gmelin, 1788]] y sobre todo el lobito de río (*Lontra longicaudis* [Olfers, 1818]), pueden beneficiarse de este nuevo recurso. Los tres son carnívoros y se alimentan principalmente de peces, crustáceos y moluscos (Parera, 2002). El lobito de río es una especie oportunista cuya dieta está determinada en gran medida por la oferta de alimento (Colares y Waldemarin, 2000). En el sur de Brasil se identificaron restos de mejillón dorado en heces de esta especie, lo cual puede indicar que estos animales se alimentan de peces que a su vez comen mejillones, o que comen al mejillón directamente (Brandt, 2004). En Argentina, las densidades del lobito de río han ido en aumento de forma significativa en los últimos años debido a una reducción de la presión de caza y trampeo (Parera, 2002). La alta disponibilidad y beneficio alimentario de este nuevo recurso puede ayudar a desencadenar un cambio en la dieta en virtud del cual los escasos bivalvos nativos (Unionidae y Corbiculidae) pasen a ser sustituidos por el abundante mejillón dorado.



### CAP. 3. PREDACIÓN

A lo largo del delta del Paraná, incluyendo sus secciones media y alta (área incluida dentro de la distribución actual de *L. fortunei*), habitan casi trescientas especies de aves, de las cuales aproximadamente 76 viven asociadas primariamente a los humedales (Bó *et al.*, 2002; Narosky e Yzurieta, 2003). Muchas de ellas se alimentan en el agua, y su dieta incluye juncos, peces, larvas de insectos, moluscos, etc. Aunque la capacidad de las aves para comer de nuestras jaulas suspendidas sea discutible, es indudable que algunas especies efectivamente consumen mejillón dorado: las gallaretas (*Fulica* spp.), por ejemplo, han sido vistas emergiendo con mejillones dorados en el pico (en el Embalse de Río Tercero, Provincia de Córdoba; comunicación personal de Miguel Hechem, 2005). Muchas otras aves (cormoranes, macáes, patos y gansos, gaviotas, etc.) poseen hábitos alimenticios similares y podrían alimentarse de este nuevo recurso. En el hemisferio norte las aves acuáticas pueden ejercer un fuerte impacto sobre las poblaciones del mejillón cebra, especialmente cuando escasean otras fuentes de alimento (Molloy *et al.*, 1997; Werner *et al.*, 2005).

La predación del mejillón dorado por parte de peces ha sido documentada en varias investigaciones recientes, y probablemente resulte mucho más importante que la ejercida por otros vertebrados. En el Paraná y el Río de la Plata se registraron al menos 16 especies que consumen mejillón dorado activamente (Montalto *et al.*, 1999; Ferriz *et al.*, 2000; Penchaszadeh *et al.*, 2000; Cataldo *et al.*, 2002; García y Protogino, 2005), incluyendo especies marinas migratorias, como la corvina rubia (*Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823), Armengol y Casciotta, 1998). Cataldo *et al.* (2002) llevaron a cabo capturas de peces en varias áreas del delta inferior del Paraná y del estuario del Río de la Plata (ver Tabla A3-3 en el Apéndice). En total se registraron veinte especies, de las cuales siete tenían mejillones dorados en el estómago. A menudo el molusco representó el 100% del contenido estomacal. Estas siete especies fueron las más abundantes, representando el 90% de los peces capturados y analizados (*Leporinus obtusidens* (Valenciennes, 1847), *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1843), *Paraloricaria vetula* (Valenciennes, 1836), etc.). Se ha visto que algunas de las especies de mayor importancia comercial, como la boga (*Leporinus obtusidens*), se alimentan con preferencia del mejillón dorado. Hasta el 100% de los ejemplares capturados en verano tienen los estómagos repletos predominante o exclusivamente de restos de mejillón dorado (Ferriz *et al.*, 2000; Penchaszadeh *et al.*, 2000; Cataldo *et al.*, 2002).

### CAP. 3. PREDACIÓN

En las jaulas parcialmente protegidas (mallas de 15 y 40 mm) los mejillones fueron comidos probablemente por invertebrados. Las aguas del Paraná y del Río de la Plata albergan muchos crustáceos que podrían predear sobre estadios juveniles del mejillón dorado. Entre estos se cuentan varios isópodos, carídeos, astácidos, aéglidos y cangrejos tricodactílicos (Boschi, 1981; Lopretto, 1995; César *et al.*, 2000). Todas estas especies se alimentan principalmente de material detrítico, y se ha visto que algunos de sus homólogos de mayor tamaño de América del Norte, como la langosta de río (*Orconectes* spp.) o el cangrejo azul (*Callinectes sapidus*), consumen también mejillón cebra (Molloy *et al.*, 1994; Martin y Corkum, 1994; Stewart *et al.*, 1998 a). Además, los juveniles tempranos del mejillón dorado pueden ser consumidos por sanguijuelas, gasterópodos, copépodos y larvas de insectos (e.g., Liebig y Vanderploeg, 1995; Molloy *et al.*, 1997), todos ellos abundantes en el área (César *et al.*, 2000) y presentes de manera regular en las jaulas investigadas (Ver Cap. 4).

#### *Impacto sobre el mejillón dorado*

El impacto que tienen los predadores sobre las densidades de mejillones invasores de agua dulce es discutible. Así como algunos autores han concluido que los cangrejos, langostas y peces pueden causar una declinación significativa de las poblaciones del mejillón cebra (Lvova, 1977; Molloy *et al.*, 1994; Boles y Lipcius, 1997; Perry *et al.*, 1997; Bartsch *et al.*, 2005), otros encontraron que los efectos de los predadores son reducidos o insignificantes para los mejillones (French y Bur, 1993; Smit *et al.*, 1993; Stewart *et al.*, 1998 a). La revisión de las evidencias bibliográficas disponibles indica que los predadores a menudo afectan a las densidades de mejillones, pero este efecto presenta diferencias regionales (Eggleton *et al.*, 2004; Magoulick y Lewis, 2002).

Nuestros resultados indican que los predadores consumen hasta el 90% de la biomasa producida por el mejillón dorado, pero probablemente esto tiene consecuencias menores para la distribución geográfica de la especie, y el aporte de la predación al control del bivalvo parece limitado. Particularmente, la predación por peces puede afectar a las densidades poblacionales, y especialmente limitar el tipo de sustratos que efectivamente

### CAP. 3. PREDACIÓN

resultan colonizados por el mejillón. En Río Tercero, un embalse de mediano tamaño (54 Km<sup>2</sup>) en el que el mejillón dorado se encuentra aproximadamente desde el año 2000, la especie forma densos lechos sobre superficies expuestas del casco de los barcos, piedras sumergidas y estructuras artificiales de cemento; mientras que en el delta inferior del río Paraná nunca se la ha visto en densidades significativas sobre las zonas expuestas del casco de los barcos, y la colonización se halla normalmente confinada a rendijas, cavidades y demás áreas protegidas (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Boltovskoy *et al.*, 2006).

Coincidentemente, la fauna íctica del embalse Río Tercero se limita a quince especies (Freyre *et al.*, 1983), en comparación con las ciento ochenta del delta del Paraná (Liotta *et al.*, 1995), y carece de la mayoría de las especies constatadas como activas consumidoras del mejillón dorado. A pesar de ello, un análisis subjetivo de la evolución de sustratos potencialmente colonizables de la sección inferior del delta del Paraná en los últimos diez años no parece dar indicios de que las densidades del mejillón estén disminuyendo en el área. Por lo tanto, los resultados presentados concuerdan con los de Thorp *et al.*, (1998 b), Magoulick y Lewis (2002), Molloy *et al.*, (1994) y otros para el mejillón cebra, en que, dado el alto potencial de crecimiento y reproductivo, la supresión del invasor por efecto de la predación resulta muy improbable.

#### *Impactos del mejillón dorado en el ecosistema*

Los resultados del presente estudio, en combinación con información previa y otros datos colaterales, sugieren que a quince años del inicio de la colonización de Sudamérica el mejillón dorado ha modificado sustancialmente la biota, habiendo incluso evidencias de impactos significativos sobre las propiedades físicas del agua. En el embalse Río Tercero, por ejemplo, ha aumentado la transparencia del agua, y experimentos en mesocosmos sugieren importantes cambios para el fitoplancton y el reciclado de nutrientes (Cataldo *et al.*, 2005). Algunos de estos cambios son similares a los inducidos por el mejillón cebra en el hemisferio norte, pero otros sugieren diferencias. Así, las proporciones de mejillones dorados que son eliminados por los predadores, y en especial el uso intensivo y generalizado de esta especie por parte de los peces, resultan poco comunes para el mejillón cebra. También el impacto del nuevo recurso sobre las pesquerías parece ser mayor en Sudamérica que en el hemisferio norte. En Europa y Estados Unidos, por ejemplo, se ha

### CAP. 3. PREDACIÓN

observado que algunas especies de peces han aumentado sus poblaciones en respuesta a la presencia del mejillón cebra, pero otras han sido afectadas negativamente (MacIsaac, 1996). Los impactos negativos han sido atribuidos normalmente al consumo de plancton por el mejillón, y a la consiguiente competencia trófica con estadios tanto juveniles como adultos de peces (French y Bur, 1993; MacIsaac, 1996; Johannson *et al.*, 2000; Dermott y Kerec, 1997; Bartsch *et al.*, 2003; Raikow, 2004; Strayer *et al.*, 2004).

Estas divergencias pueden deberse a diferencias entre el mejillón dorado y el mejillón cebra, a contrastes entre los ambientes, o a ambas cosas. Aunque en materia de conocimiento sobre la biología de la especie el mejillón dorado se encuentra muy a la zaga del mejillón cebra, no pareciera haber diferencias evidentes entre ambos que expliquen estas observaciones. En cambio los rasgos ecológicos de la cuenca del Plata son bien diferentes de los existentes en los grandes lagos y ríos del norte de Estados Unidos, que es (especialmente en los primeros) donde se ha llevado a cabo la mayoría de los estudios sobre las relaciones entre el mejillón cebra y los peces. De hecho, el Paraná-Paraguay y Río de la Plata se diferencian radicalmente de estos cuerpos de agua en que tienen una producción primaria fitoplanctónica y una concentración de plancton mucho menores, una mayor turbidez (profundidades de disco de Secchi por debajo de los 10-20 cm), un bentos más pobre y, con excepción del mejillón dorado, carecen de especies filtradoras que desarrollen altas densidades (O'Farrell, 1994; Boltovskoy *et al.*, 1997; De Cabo *et al.*, 2003; Pace *et al.*, 1998; Strayer *et al.*, 1994 y 1999). La principal fuente de energía para los organismos heterótrofos en este sistema es el material orgánico particulado (MOP) detrítico, tanto suspendido en la columna de agua como formando parte de los sedimentos y, a diferencia del plancton, este material no es un recurso limitante (Boltovskoy *et al.*, 1995; Sylvester *et al.*, 2005; ver Cap. 1). Tras la invasión del mejillón dorado, una fracción de esta materia orgánica ha empezado a ser interceptada y convertida en formas utilizables por otros organismos incapaces de alimentarse de pequeñas partículas en suspensión. A juzgar por las altas densidades y tasas de filtración del mejillón, como se viera en el capítulo anterior, esta fracción es probablemente muy significativa. Más aún, las similitudes funcionales con el mejillón cebra hacen pensar que también el mejillón dorado pueda estar transfiriendo grandes cantidades de materia orgánica del dominio pelágico al bentónico mediante la formación de heces y pseudoheces (Karatayev *et al.*, 1997), lo que a su vez aumentaría las densidades de invertebrados (Botts *et al.*, 1996; Ricciardi *et al.*,

### CAP. 3. PREDACIÓN

1997). Esto reviste una especial importancia en la cuenca del Plata, dado que es un sistema en el que los animales detritívoros juegan un papel central. Entre los peces, por ejemplo, más del 60% de la biomasa total está representada por una única especie de sedimentívora, el sábalo (*Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836); Sverlij *et al.*, 1993; Iwaskiw, 2001). El enriquecimiento del sedimento en materia orgánica como resultado de la actividad del mejillón dorado puede hacer aumentar las densidades de esta especie íctica, que a su vez representa el alimento principal de la mayoría de las especies piscívoras (Sverlij *et al.*, 1993; Iwaskiw, 2001). A pesar de no ser una prueba directa de este efecto, resulta interesante mencionar que las estadísticas pesqueras de agua dulce de Argentina han experimentado un crecimiento sin precedentes pocos años después de la entrada del mejillón dorado en Sudamérica (Fig. 3-6). Aunque en las estadísticas ilustradas en la Fig. 3-6 no se distingue la cuenca donde se realizaron las capturas, más del 90% de la producción pesquera de agua dulce de Argentina proviene de la cuenca del Plata, que incluye los ríos Paraná, Paraguay, Uruguay y sus tributarios (Iwaskiw, 2001); y es donde el mejillón dorado apareció por primera vez. Este aumento de las pesquerías de agua dulce no parece responder a coyunturas regionales de otro tipo ni tampoco a condiciones climáticas o económicas favorables a nivel nacional. Esto se desprende de que, durante el mismo período, las capturas de agua dulce de los países vecinos no han aumentado (Fig. 3-6), y las pesquerías marítimas de Argentina crecieron mucho entre 1984 y 1995, pero luego colapsaron drásticamente debido a la sobrepesca de su principal recurso, la merluza argentina (*Merluccius hubbsi* (Marini, 1933)) (Renzi, 2002).

Es necesario destacar que, mientras la competencia por alimento no parece jugar un papel importante en la interacción entre el mejillón dorado y la fauna autóctona, puede haber otros impactos negativos, en algunos casos intrincados, que tengan una importancia primordial en Sudamérica. Ejemplo de estos podrían ser la dispersión de parásitos de peces para los que el mejillón dorado hace las veces de huésped intermediario (Ogawa *et al.*, 2004), o la bioacumulación de contaminantes y su transferencia a niveles tróficos superiores (Mersch *et al.*, 1992; García y Protogino, 2005). Es necesario, por tanto, avanzar mucho en las investigaciones antes de que se pueda evaluar en forma adecuada el impacto que tiene este invasor en Sudamérica, así como predecir sus efectos potenciales sobre ecosistemas de regiones septentrionales. Por supuesto, las experiencias previas sobre episodios de invasión similares en otros lugares del mundo proveen una información de

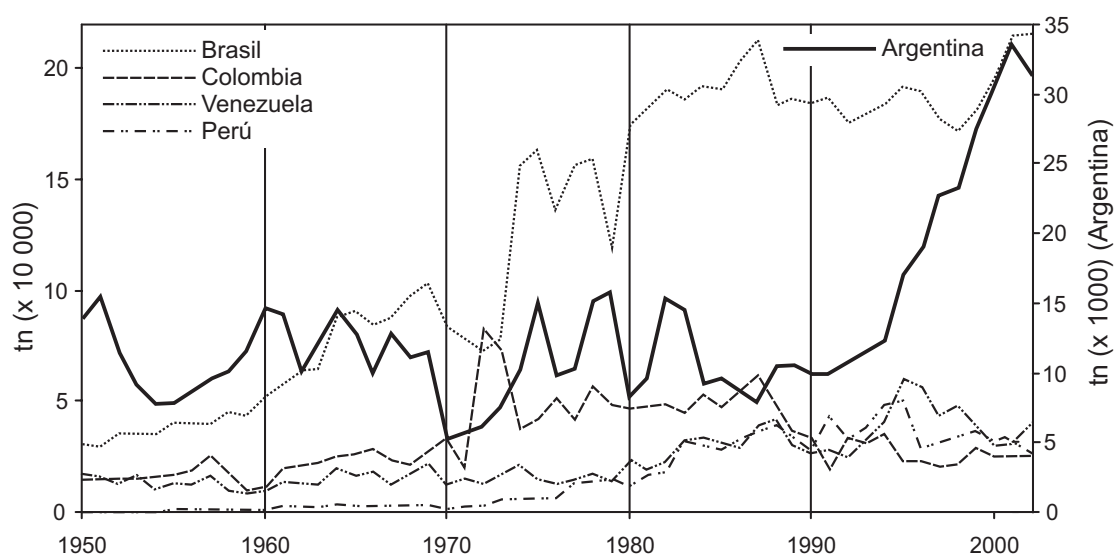


Fig. 3-6. Capturas en aguas continentales entre 1950 y 2002 en algunos países de Sudamérica. Los desembarcos incluidos en este gráfico representan más del 97% del total de las capturas de América del Sur. Basado en estadísticas de la FAO (<http://www.fao.org/>). Tomado de Boltovskoy *et al.* (en prensa).

### CAP. 3. PREDACIÓN

base muy valiosa. Sin embargo, divergencias como las reseñadas en el presente trabajo demuestran que las conclusiones obtenidas para el mejillón cebra en las aguas continentales de Europa y Estados Unidos, que es el caso tomado comúnmente como modelo para las investigaciones con *L. fortunei*, no pueden extrapolarse automáticamente a regiones subtropicales de América del Sur.

## Capítulo 4. Efectos de *Limnoperna fortunei* sobre la fauna de invertebrados acompañantes

### Introducción

La energía que es interceptada por los bivalvos bisados (ver Cap. 2) no es aprovechada exclusivamente por los predadores del molusco. Numerosos autores han constatado que la presencia de *D. polymorpha* promueve el desarrollo de los invertebrados del fondo en asociación con los lechos de mejillones. Hasta tal punto determina *D. polymorpha* la conformación de las comunidades de invertebrados bentónicos después de la invasión, que algunos autores han caracterizado a esta especie como “ingeniero de ecosistema”, esto es una especie que controla de forma directa o indirecta la disponibilidad de recursos para otros organismos a través de cambios en el estado físico de materiales bióticos o abióticos (Karatayev, *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 1994, 1997). Las similitudes entre el mejillón cebra y el mejillón dorado sugieren que este último también podría estar implicado en la completa reorganización de los sistemas invadidos, aunque hasta el momento no se dispone de evidencias directas de este efecto. Darrigran *et al.* (1998) estudiaron la fauna asociada a los lechos de *L. fortunei* en Bagliardi, en la costa del estuario del Río de la Plata. Sin embargo, esta interesante investigación estuvo dirigida fundamentalmente al seguimiento de cambios mensuales en la riqueza de especies y en la diversidad de la fauna encontrada asociada a *L. fortunei*, mientras que la comparación con las condiciones previas sin mejillones estuvieron limitadas a una única muestra pre-invasión, y no se reportaron abundancias ni biomazas absolutas.

En el presente capítulo se evalúa, a través de experimentos de campo, la influencia que tiene *L. fortunei* sobre los invertebrados bentónicos. El objetivo principal de este trabajo fue seguir los cambios de abundancia y biomasa de la fauna acompañante, que a su vez originan cambios en los flujos de materia y energía y reorganizaciones en la estructura de las redes tróficas.



## **Materiales y métodos**

### *Área de estudio*

Dado que las muestras empleadas para los análisis de esta sección fueron algunas de las expuestas en la sección precedente (Cap. 3), los dispositivos usados para este trabajo, así como el lugar donde se llevaron a cabo los experimentos, fueron los mismos que los de dicha sección, y en gran medida las explicaciones de los Materiales y Métodos de ese capítulo son aplicables a esta. A continuación se explican los detalles metodológicos relevantes para esta sección.

### *Diseño experimental*

En 5 de las jaulas instaladas en el río Carapachay para el estudio del efecto de la predación por peces sobre las “colonias” de *L. fortunei* (ver Cap. 3), se analizó también la fauna de invertebrados acompañantes. Las fechas de muestreo utilizadas para este trabajo fueron elegidas de manera que estuvieran espaciadas lo más homogéneamente posible. Se evitó usar las primeras jaulas extraídas del río ya que en ellas todavía no se habían formado “colonias” de mejillones que tuvieran una cierta envergadura, así como las últimas puesto que en ellas hubo una creciente acumulación de barro (ver Materiales y métodos del Cap. 3). Las fechas de muestreo seleccionadas para este estudio fueron: 7 de abril, 17 de julio, 17 de octubre y 23 de diciembre de 2003, y 23 de marzo de 2004; lo que significa 153, 254, 346, 413 y 503 días de exposición en el agua, respectivamente (ver Tabla 4-1). En cada fecha de muestreo se analizó la fauna de invertebrados que fue encontrada, tanto asociada a la colonias de *L. fortunei*, como sobre las zonas desnudas del sustrato no colonizadas por mejillones. Para este estudio se usaron exclusivamente las jaulas con malla de 5 mm, esto es, de exclusión total de predadores de gran tamaño.

**Tabla 4-1.** Abundancias y biomásas de invertebrados a lo largo del período experimental. Los números entre corchetes indican el tamaño muestral correspondiente. *L. f.*: muestras procedentes de áreas colonizadas por *Limnoperna fortunei*; Sin *L. f.*: muestras procedentes de áreas sin *L. fortunei*. Las jaulas correspondientes a la última fecha de muestreo no presentaron áreas desprovistas de *L. fortunei*.

	ABUNDANCIA (ind. m <sup>-2</sup> )										BIOMASA (mg m <sup>-2</sup> )									
	07/04/03		17/07/03		17/10/03		23/12/03		23/03/04		07/04/03		17/07/03		17/10/03		23/12/03		23/03/04	
	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>	<i>L. f.</i>	Sin <i>L. f.</i>
Oligochaeta	15 522 [224]	297 [4]	94 291 [274]	39 395 [191]	61 409 [1112]	33 421 [191]	36 509 [225]	2803 [28]	62 522 [141]	-	41.47	0.12	163.51	104.22	236.26	81.69	195.72	18.97	224.78	-
Chironomidae	2161 [44]	74 [1]	669 [13]	1007 [8]	451 [11]	597 [5]	6177 [123]	4405 [38]	899 [35]	-	61.13	2.52	159.64	64.90	11.86	8.95	186.79	45.46	13.16	-
Hirudinea	295 [6]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	2621 [102]	-	111.01	0	0	0	0	0	0	0	232.31	-
Gasteropoda	98 [2]	222 [3]	74 [1]	0 [0]	246 [6]	119 [1]	1661 [39]	200 [2]	1825 [55]	-	2.58	4.54	1.60	0	5.63	2.45	70.34	7.16	96.70	-
Rotifera	15 080 [115]	7119 [96]	9221 [62]	7678 [61]	83 191 [183]	60 158 [80]	199 714 [293]	68 677 [150]	40 268 [365]	-	2.47	1.17	1.51	1.26	14.77	11.13	32.73	11.26	6.60	-
Copepoda	8694 [98]	1632 [22]	11 229 [123]	4783 [38]	1641 [40]	239 [2]	1321 [31]	501 [4]	6707 [135]	-	6.65	1.13	10.60	7.17	2.67	0.36	1.51	0.37	9.17	-
Turbellaria	980 [2]	0 [0]	3235 [48]	5412 [43]	41 [1]	0 [0]	128 [2]	0 [0]	51 [2]	-	0.15	0	19.09	36.99	0.02	0	0.62	0	1.46	-
Nematoda	3586 [56]	371 [5]	21 900 [146]	5538 [44]	44 549 [414]	11 936 [100]	4558 [58]	400 [4]	9123 [107]	-	0.74	0.05	5.26	2.75	11.26	6.50	0.91	0.09	2.33	-
Insecta	196 [4]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	41 [1]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	77 [3]	-	3.56	0	0	0	1.13	0	0	0	15.15	-
Nauplii	639 [13]	222 [3]	1487 [31]	1133 [9]	2092 [14]	477 [4]	682 [8]	200 [2]	2338 [91]	-	0.08	0.2	0.15	0.17	0.23	0.07	0.17	0.06	0.36	-
Tardigrada	0 [0]	0 [0]	446 [12]	0 [0]	4102 [100]	6684 [56]	43 [1]	0 [0]	0 [0]	-	0	0	0.24	0	0.39	1.07	0.01	0	0	-
Cladocera	1130 [23]	74 [1]	0 [0]	0 [0]	41 [1]	0 [0]	170 [3]	0 [0]	51 [2]	-	0.36	0.03	0	0	0.02	0	0.09	0	0.02	-
Tanaidacea	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	26 [1]	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0.11	-
Ostracoda	884 [18]	1112 [15]	74 [1]	252 [1]	41 [1]	0 [0]	0 [0]	100 [1]	0 [0]	-	0.06	0.8	0.01	0.2	0	0	0	0.12	0	-
Hydracarina	0 [0]	0 [0]	0 [0]	0 [0]	41 [0]	0 [0]	170 [2]	0 [0]	77 [3]	-	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.01	-
<i>L. fortunei</i>	249 600 [1138]		45 155 [964]		94 509 [469]		289 354 [585]		57 038 [759]		170 498		156 843		232 381		228 457		387 253	

*Presencia/ausencia de L. fortunei*

El crecimiento de las “colonias” de *L. fortunei* en las jaulas fue en parches, empezando por las esquinas y extendiéndose progresivamente desde allí a lo largo de las paredes, hasta eventualmente llegar a cubrir toda la superficie colonizable (ver Apéndice, Figs. A3-1 y A3-2). Con el objeto de analizar los efectos de la presencia de *L. fortunei* sobre la comunidad de invertebrados bentónicos, el muestreo se llevó a cabo tomando por separado la porción en la que había una colonia visible de mejillones de aquella donde a simple vista no se observaban bivalvos. Se procedió de la siguiente manera: en cada uno de los tres planos que integran cada jaula se liberó de mejillones, con ayuda de una hoja de bisturí, uno de los laterales. A continuación se retiró el material de la parte central del plano (sin mejillones, salvo en la última de las cinco fechas de muestreo aquí consideradas), y toda la biomasa presente era recogida lavando con una piseta y haciendo escurrir el agua por el lateral que previamente se había limpiado. La muestra era recogida en una bandeja de plástico, de la que se transvasaba al frasco definitivo. Se procedió de la misma manera con todas las zonas del plano y con todos los planos de cada cara hasta tener todo el material en sendos frascos, uno con los mejillones y su fauna asociada y otro con los invertebrados ubicados fuera de la “colonia”. Todas las muestras fueron lavadas sobre un tamiz de 70  $\mu\text{m}$  y fijadas con formol al 3% neutralizado con carbonato de calcio.

Para referir los resultados a unidades de superficie se midió el área que ocupaba cada una de las dos fracciones (i.e., con y sin *L. fortunei*). Esto se hizo asignando a cada fracción una forma geométrica simple, anotando las coordenadas que ocupaban en la jaula los vértices de éstas, y tomando un registro fotográfico como ayuda auxiliar a este proceso. Dado que no todas las jaulas ni todas las paredes de cada jaula eran exactamente iguales, también se tomó nota de las dimensiones exactas de cada una de ellas (Fig. A3-3 del Apéndice). Con toda esta información se redibujaron las caras de las jaulas y las “manchas” de mejillones sobre ellos mediante el programa AutoCad, con el que se calculó la superficie de cada fracción.

### *Abundancia de invertebrados*

La abundancia de invertebrados fue estimada mediante recuentos bajo la lupa. Para facilitar esta tarea, y dada la gran cantidad de detritos (granos de arena fina y, sobre todo, marañas de biso) que dificultaban el procesado de las muestras, éstas fueron divididas en dos fracciones: una  $>250\ \mu\text{m}$  y otra  $<250\ \mu\text{m}$ . La fracción  $>250\ \mu\text{m}$  en la mayoría de los casos fue procesada en su totalidad, de manera que se contó y midió todos los invertebrados en ella. En el caso de la fracción menor se contó y midió cincuenta individuos de cada grupo taxonómico, o al menos la mitad de la muestra cuando no se alcanzó ese número. Cuando fue necesario, las muestras  $<250\ \mu\text{m}$  se fraccionaron con el submuestreador Folsom (McEwen *et al.*, 1954).

Las identificaciones taxonómicas fueron hechas a nivel de grandes grupos (generalmente Filo, Clase u Orden). Se recurrió a la ayuda de expertos para identificar las especies dominantes de algunas muestras representativas del período estudiado. Las estimaciones de la abundancias y distribución de tallas de *L. fortunei* ya fueron presentadas en el capítulo anterior (ver “Materiales y métodos” del Cap. 3).

### *Biomasa de invertebrados*

La biomasa de los invertebrados registrados fue estimada sobre la base del cálculo de biovolúmenes según Feller y Warwick (1988) para los turbelarios, los nemátodos, los ostrácodos, los decápodos y los ácaros. Para otros grupos se emplearon relaciones peso-talla descritas en la literatura: copépodos (Dumont *et al.*, 1975), gasterópodos (Eckblad, 1971), larvas de quironómidos (Mason, 1977), larvas de efemerópteros (Johnston y Cunjak, 1999), cladóceros y larvas nauplii (Bottrell, 1975). En el caso de los rotíferos se midieron 172 individuos correspondientes a dos clases de talla y se estimó el volumen de cada tipo por comparación con formas geométricas simples. Para las sanguijuelas, dado su mayor tamaño, el volumen fue medido por desplazamiento del agua en una columna graduada (cf. Feller y Warwick, 1988). Para la mayoría de los grupos se usó un factor de conversión de peso húmedo a peso de materia seca de 0.12 (Dumont *et al.*, 1975), exceptuando los nemátodos para los que se usó 0.25 y las sanguijuelas y los quironómidos,

## CAP. 4. FAUNA ACOMPAÑANTE

a los que se aplicó un factor de 0.20 (cf. Feller y Warwick, 1988). Para los oligoquetos se usó el factor 0.151, estimado empíricamente sobre la base de 2000 individuos procedentes de dos fechas de muestreo, que fueron pesados en húmedo y, después, secados en la estufa a 60°C durante 48 h. En todos los casos se asumió una densidad específica de 1.13 g cm<sup>-3</sup> (Feller y Warwick, 1988). La biomasa de *L. fortunei* fue estimada a partir de las distribuciones de frecuencia de tallas en combinación con los resultados expuestos en el Cap. 1 de este trabajo.

### *Superficie ofrecida sobre L. fortunei*

Las superficies expuestas sobre las “colonias” de mejillones fueron calculadas como el área de las valvas involucradas menos el 20%, que es lo que se asume como representativa de la fracción de valva en contacto con el sustrato o con las valvas adyacentes y que no está, por tanto, disponible para el asentamiento de invertebrados (Stewart *et al.*, 2003). La superficie ofrecida por las valvas individuales fue calculada a partir de las distribuciones de tallas según la ecuación de regresión que se definió en el Cap. 1 de este trabajo.

### *Análisis estadístico*

Los efectos de la presencia/ausencia de *L. fortunei* y del tiempo sobre la densidad y la biomasa de los invertebrados acompañantes fueron analizados mediante un Anova de dos factores sin replicación. Es necesario aclarar que, dado que las fracciones con mejillones y sin ellos son parte de una misma unidad experimental (misma jaula), en rigor no hay independencia entre estos tratamientos. En consecuencia, no es posible separar las diferencias temporales de las espaciales, motivo por el cual los patrones y diferencias en el tiempo deben ser tomados con precaución. Para las primeras cuatro muestras se confirmó el comportamiento no aditivo que exige este tipo de Anova mediante la prueba de no aditividad de Tukey. Para la última fecha de muestreo no se pudo hacer esta prueba ya que para ella el diseño fue no-balanceado. Se usaron pruebas de una cola siempre que los resultados fueron en una dirección esperable a priori (i.e., más invertebrados con que sin *L. fortunei*). Cuando no fue así se emplearon pruebas de dos colas. En los análisis de

correlación y de regresión se emplearon las técnicas no paramétricas de Spearman cuando no fue posible cumplir los supuestos de las pruebas paramétricas.

### Resultados

#### *Limnoperna fortunei*

Como se vio en el capítulo anterior (Cap. 3), en las jaulas protegidas con malla de 5 mm *L. fortunei* alcanzó densidades de 45 155 a 289 354 ind. m<sup>-2</sup>, y biomasas de 156 843 a 387 253 mg m<sup>-2</sup>. Estos valores de abundancia se encuentran en torno al rango normal reportado para los cuerpos de agua invadidos en América del Sur (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Darrigran y Damborenea, 2005; Fig. 4-1; Tabla 4-1).

La forma de la mancha de mejillones en las jaulas utilizadas en el presente trabajo de tesis, así como las superficies que ocupan las regiones con y sin mejillones, se detallan en el Apéndice (Fig. A4-1). A simple vista se observa la progresión a lo largo de los meses de la colonia en crecimiento de *L. fortunei*, y cómo la colonización es mucho más rápida en las jaulas protegidas por mallas más finas.

#### *Invertebrados asociados*

Los invertebrados acompañantes registrados estuvieron representados, en orden decreciente de abundancia, por los siguientes: Rotifera (dominados por *Lecane bulla*; presentes en menores abundancias *L. stenroosi*, *Collotheca* sp., así como varias especies no identificadas de Monogononta y Bdelloidea), Oligochaeta (dominados por *Nais variabilis* y *N. communis*; también se encontraron *Dero sawayai*, *Slavina evelinae*, *Pristina osborni*, *D. nivea*, *N. pardalis*, *Slavina isochaeta* y *Pristina aequiseta*), Nematoda, Copepoda (dominados por Harpacticoida y con algunos Cyclopoida, incluyendo *Macrocyclops albidens albidens* y *Eucyclops agilis*), Chironomidae, Tardigrada, nauplii de Copepoda, Turbellaria, Gasteropoda (dominados por *Heleobia piscium*), Hirudinea (*Helobdella*

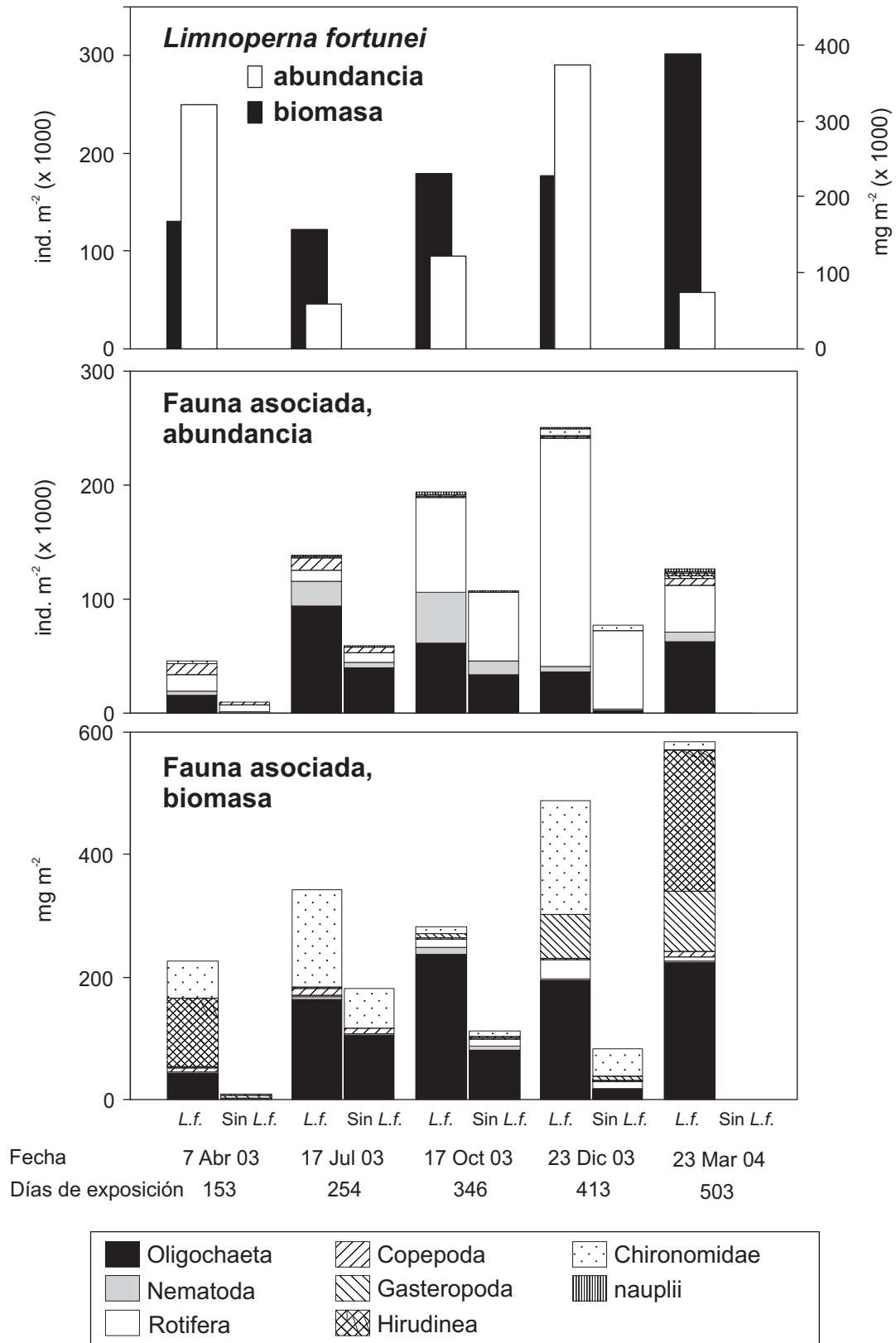


Fig. 4-1. Abundancia y biomasa de *L. fortunei*, y de los grupos de invertebrados dominantes en las áreas con (*L.f.*) y sin (*Sin L.f.*) mejillones a lo largo del periodo de estudio.

## CAP. 4. FAUNA ACOMPAÑANTE

*adiastola*, *H. hyalina* y *Haementeria eicchorniae*), Ostracoda (Podocopina sp.), Cladocera, incluyendo especies bentónicas (*Camptocercus* y *Alona*) y planctónicas (*Bosmina hagmanni*), otros insectos (fundamentalmente Ephemeroptera, Caenidae), Hydracarina y un único ejemplar de Tanaidacea (Crustacea) (ver Tabla 4-1, y Fig. A4-2 que ilustra los principales taxones encontrados).

Si bien algunos grupos estuvieron presentes en cantidades elevadas, otros fueron de aparición esporádica y/o densidades bajas, de manera que no se obtuvo para todos una cantidad suficiente de individuos como para llevar a cabo análisis cuantitativos de densidades y biomasa en función de la presencia de *L. fortunei*. Oligochaeta, Nematoda, Rotifera, Copepoda, Gasteropoda, Hirudinea, Chironomidae y nauplii estuvieron presentes en la mayoría de las muestras y normalmente en cantidades altas. Estos ocho grupos, que en adelante llamaremos “dominantes”, mostraron patrones de distribución consistentes y permitieron hacer análisis confiables de la influencia de *L. fortunei* sobre sus poblaciones. Estos organismos representaron alrededor del 97%, tanto en abundancia como en biomasa, de todos los invertebrados no bivalvos registrados en las jaulas. Por otro lado, los Tardigrada, Turbellaria, Cladocera, Ostracoda, Insecta, Hydracarina y Decapoda, que en adelante denominaremos “escasos”, fueron observados de forma más esporádica y sus densidades fueron bajas y erráticas.

En general, los perfiles temporales de abundancia y biomasa totales en las áreas con *L. fortunei* fueron paralelos a los mismos en las áreas sin mejillones (Prueba de Tukey,  $p = 0.200$  y  $0.728$  para abundancia y biomasa respectivamente; ver Tabla A4-1 del Apéndice), pero con valores significativamente mayores (ver Tabla 4-2). A pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre las fechas de muestreo (Anova, prueba de dos colas; abundancia:  $p = 0.161$ ; biomasa:  $p = 0.172$ ), en las áreas con *L. fortunei* hubo una relación directa significativa entre la biomasa total de invertebrados y el tiempo de exposición bajo el agua: sobre los datos no transformados se obtuvo la siguiente regresión lineal:

$$\text{Biomasa} = 62.002 + 0.993 \times \text{días de exposición}$$

$$(p = 0.043 \text{ y } R^2 = 0.79)$$



CAP. 4. FAUNA ACOMPAÑANTE

**Tabla 4-2.** Abundancias (ind. m<sup>-2</sup>, fila superior) y biomásas (mg m<sup>-2</sup>, fila inferior) promedio de todos los grupos de invertebrados en áreas con (*L. f.*) y sin (*Sin L. f.*) *Limnoperna fortunei*, y resultados del ANOVA para las diferencias entre las medias.

Taxon	<i>L. f.</i>	<i>Sin L. f.</i>	<i>F</i>	<i>p</i> (una cola) (*dos colas)
Oligochaeta	54 050.7 ± 13 299.1 172.3 ± 35.1	18 978.9 ± 10 149.1 51.2 ± 24.8	15.87 10.21	0.014 0.025
Chironomidae	2071.7 ± 1068.4 86.5 ± 36.7	1520.7 ± 980.2 30.5 ± 14.9	1.79 6.48	0.137 0.042
Hirudinea	583.2 ± 512.7 68.7 ± 46.2	0.0 0.0	1.00 1.00	0.196 0.196
Gasteropoda	780.9 ± 394.7 35.4 ± 20.1	135.5 ± 50.3 3.5 ± 1.5	2.11 1.80	0.121 0.136
Rotifera	69 494.9 ± 35 066.2 11.6 ± 5.8	35 908.1 ± 16 552.0 6.2 ± 2.9	8.28 7.65	0.032 0.035
Copepoda	5918.3 ± 1948.9 6.1 ± 1.8	1788.4 ± 1042.9 2.3 ± 1.6	5.76 11.10	0.048 0.022
Turbellaria	710.6 ± 631.2 4.3 ± 3.7	1353.0 ± 1353.0 9.2 ± 9.2	6.00 2.57	0.092* 0.207*
Nematoda	16 743.1 ± 7679.2 4.1 ± 2.0	4561.3 ± 2741.9 2.3 ± 1.5	4.21 277.34	0.066 0.000
Insecta	62.9 ± 36.4 4.0 ± 2.9	0.0 0.0	1.62 1.95	0.147 0.128
Nauplii	1447.6 ± 350.1 0.2 ± 0.0	508.2 ± 217.5 0.1 ± 0.0	5.69 4.26	0.049 0.065
Tardigrada	918.2 ± 800.4 0.1 ± 0.1	1671.1 ± 1671.1 0.3 ± 0.3	2.22 0.30	0.233* 0.622*
Cladocera	278.5 ± 214.7 0.1 ± 0.1	18.5 ± 18.5 0.0 ± 0.0	7.12 5.27	0.038 0.053
Tanaidacea	5.1 ± 5.1 0.0	0.0 0.0		
Ostracoda	199.9 ± 171.6 0.0 ± 0.0	366.1 ± 254.1 0.1 ± 0.0	3.92 2.07	0.142* 0.246*
Hydracarina	57.7 ± 31.6 0.0	0.0 0.0	1.72 2.80	0.141 0.096
Todos los grupos	153 323 ± 34 201 393.4 ± 67.9	66 810 ± 21 224 105.7 ± 43.1	10.46 16.06	0.024 0.014
Todos los grupos por m <sup>2</sup> de sustrato	49 828 ± 12 579 121.0 ± 19.9	66 810 ± 21 224 105.7 ± 43.1	0.90 0.14	0.414* 0.730*

## CAP. 4. FAUNA ACOMPAÑANTE

Por en contrario, la misma comparación en áreas sin mejillones no arrojó resultados estadísticamente significativos ( $p = 0.768$ ;  $R^2 = 0.05$ ).

El análisis pormenorizado de los perfiles temporales de abundancia y biomasa de los diferentes taxones de invertebrados indica la ausencia de un patrón común a todos ellos (Fig. 4-1; Tabla 4-1). Oligochaeta y nauplii mostraron una tendencia a crecer progresivamente, mientras que para el resto de los taxones no se detectó ningún patrón definido. Los perfiles temporales de abundancia y biomasa en las áreas con *L. fortunei* no difirieron significativamente de los de las áreas sin mejillones (prueba de Tukey,  $p > 0.05$ ), con excepción de los perfiles de abundancia de Nematoda y de Turbellaria ( $p < 0.001$  y  $p = 0.047$ , respectivamente) (ver Tabla A4-1 del Apéndice).

Al comparar los promedios de abundancia y biomasa de invertebrados a lo largo del período de estudio, se observa que para todos los grupos dominantes los valores fueron sustancialmente mayores en las áreas con mejillones que en las áreas sin ellos. Las áreas sin mejillones presentaron entre el 0% (en el caso de Hirudinea) y el 73% (para Chironomidae) de las densidades observadas en las áreas con *L. fortunei*. En términos de biomasa, los valores en las áreas sin mejillones oscilaron entre el 0% y el 57% de los registrados en las áreas colonizadas por moluscos. Estas diferencias fueron estadísticamente significativas al nivel de confianza del 95%, ya sea en abundancia, o en biomasa, o en ambas, para Nematoda, Copepoda, nauplii, Oligochaeta, Rotifera y Chironomidae (Fig. 4-2; Tabla 4-2).

Los grupos escasos exhibieron un comportamiento más errático: muchos estuvieron completamente ausentes de las áreas sin mejillones (Insecta, Hydracarina y Decapoda), o fueron encontrados en tan sólo una de las cuatro muestras analizadas (Tardigrada, Turbellaria y Cladocera) (ver la Tabla 4-1). Cuatro de estos siete grupos escasos fueron, en promedio, más abundantes en las áreas colonizadas por *L. fortunei* que en las desprovistas de mejillones; sin embargo, otros tres grupos mostraron el comportamiento opuesto (Fig. 4-2; Tabla 4-2).

Todas las estimaciones de abundancia y biomasa presentadas hasta el momento fueron calculadas en base a la superficie de sustrato de las jaulas. Sin embargo, en las áreas

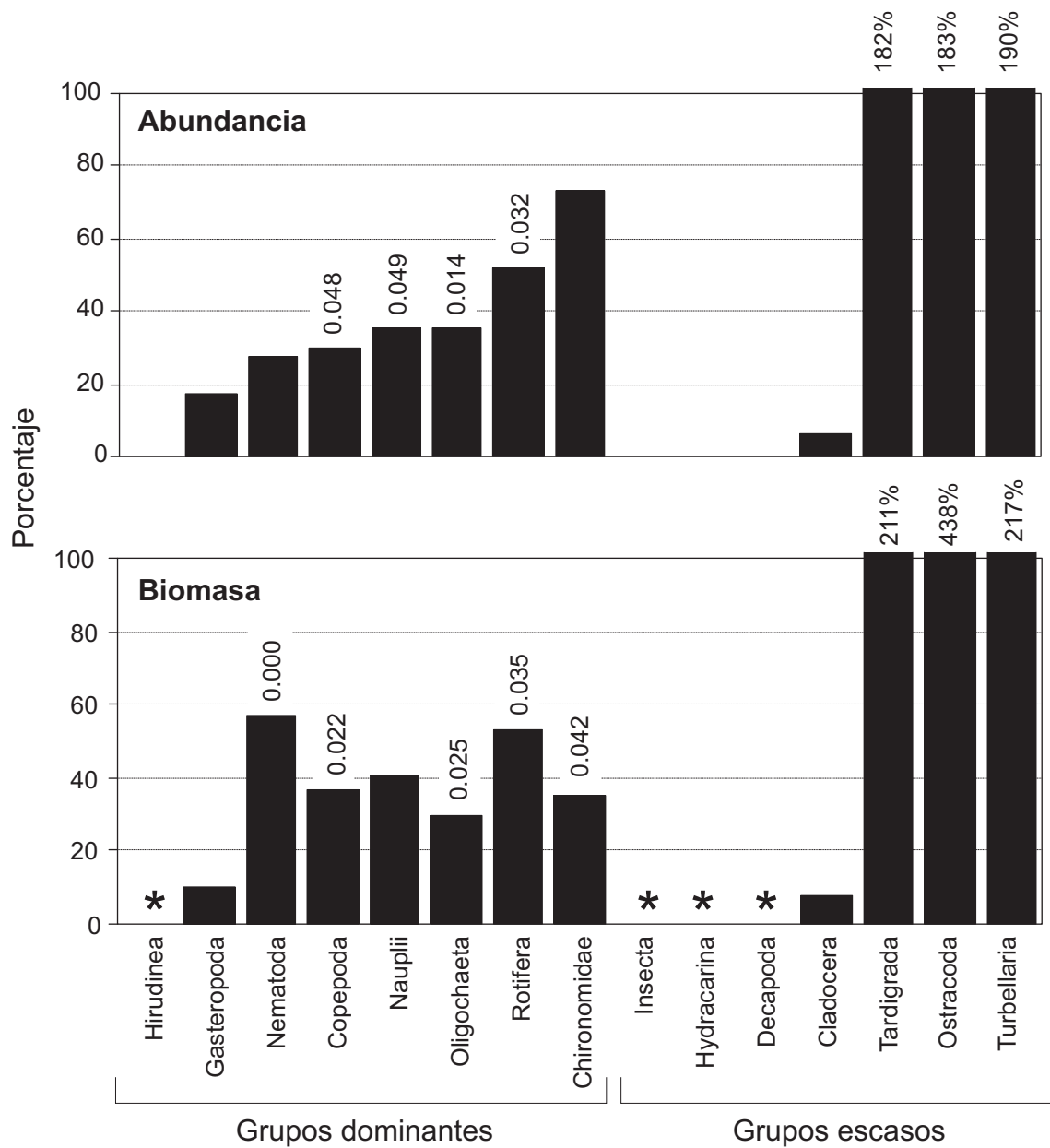


Fig. 4-2. Valores promedio de abundancia y biomasa de invertebrados en las áreas sin *L. fortunei*, expresados como porcentaje de los valores en las áreas colonizadas por el mejillón. Los números sobre las barras indican el *p* de las diferencias correspondientes que resultaron significativas (prueba *t* de dos colas). \*: grupos no registrados en las áreas sin *L. fortunei*.

colonizadas por *L. fortunei* la superficie que se ofrece a los invertebrados para colonización en realidad no es la superficie de las paredes de la jaula sino la que ofrecen las valvas de los moluscos que tapizan las paredes. Se estimó que la presencia de mejillones aumenta en más de tres veces la superficie potencialmente colonizable respecto de un sustrato desnudo. Cuando se calcula la biomasa de los invertebrados en función de la superficie ofrecida (ya sea sobre sustrato desnudo o sobre valvas) para colonización por parte de los invertebrados bentónicos, no se encuentra diferencia entre las áreas con y sin mejillones para ningún grupo de invertebrados en particular, ni para la biomasa total de todos en conjunto (Anova,  $p > 0.05$  en todos los casos). Ver Apéndice, Tabla A4-2.

### **Discusión**

#### *Efectos positivos sobre los invertebrados bentónicos*

Los resultados expuestos indican que *L. fortunei* tiene un efecto positivo sobre la abundancia y la biomasa de todos los grupos de invertebrados asociados para los que tenemos datos confiables. Las zonas con mejillón dorado albergan en promedio, tanto en abundancia como en biomasa, al rededor de un 67% más de invertebrados que las zonas desprovistas de mejillones. Entre los organismos más beneficiados por la presencia del mejillón se encuentran las sanguijuelas y los caracoles, mostrando aumentos en torno al 80-100%. Las menores diferencias fueron observadas para la abundancia de quironómidos y la biomasa de nemátodos, con aumentos del 27% y 43%, respectivamente.

A pesar de que en el presente trabajo las cuantificaciones no se realizaron a nivel de especie, los datos de que se dispone sugieren que la presencia del mejillón dorado puede dar lugar a sustituciones de morfotipos, y probablemente también tiene efectos sobre la diversidad (ver Tabla A4-3 del Apéndice). Por ejemplo, en la muestra del 17 octubre 2003 encontramos que en las zonas con mejillones aparecen los oligoquetos *Nais variabilis* (que es dominante en estas zonas) y *Dero nivea*, ambos completamente ausentes en las zonas sin mejillones, mientras que desaparece *D. obtusa* que es común en las zonas no

colonizadas por *L. fortunei*. Al mismo tiempo, algunas especies que estaban poco representadas en las zonas sin mejillones adquirieron mayor importancia relativa en las zonas colonizadas (por ejemplo *Dero sawayai*, *Slavina evelinae* y *Pristina osborni*), y viceversa (*Nais pardalis*).

El aumento de la abundancia y la biomasa (así como la diversidad) de la fauna de invertebrados en asociación con bivalvos bisados ha sido extensamente documentado para el mejillón cebra, *D. polymorpha*. Este efecto fue constatado, tanto mediante análisis comparativos de lugares con y sin mejillón cebra (e.g., Silver Botts *et al.*, 1996; Haynes, 1997; Strayer *et al.*, 1999; Bially y MacIsaac, 2000), como en experimentos de campo en condiciones controladas (Silver Botts *et al.*, 1996; Thayer *et al.*, 1997; Stewart *et al.*, 1998 b, c, 1999; Kuhns y Berg, 1999). Si bien la mayoría de estos estudios fueron conducidos en sistemas lénticos, algunos llevados a cabo en aguas corrientes han llegado a resultados similares (Ricciardi *et al.*, 1997). Los aumentos de la abundancia de invertebrados debido a la presencia de *D. polymorpha* que han sido reportados en la literatura van del 38% al 90% (Silver Boots *et al.*, 1996; Haynes, 1997; Ricciardi *et al.*, 1997; Stewart *et al.*, 1998 b, c; Kuhns y Berg, 1999; Bially y MacIsaac, 2000). En términos de biomasa se han observado aumentos que llegan al 99% (Thayer *et al.*, 1997; Stewart *et al.*, 1998 b, c; Stewart *et al.*, 1999). Si bien hay algunos trabajos que apuntan a la conclusión opuesta, de que la presencia del mejillón cebra tiene consecuencias negativas para la fauna de invertebrados (e.g., Nalepa *et al.*, 1998; Lozano *et al.*, 2001; Strayer y Smith, 2001), la inmensa mayoría de los estudios no ratifican esta conclusión.

### *Enriquecimiento del sustrato y construcción de hábitat*

El aumento de la abundancia, biomasa y diversidad de los invertebrados bentónicos en respuesta a los lechos de mejillones ha sido atribuido normalmente a la mayor disponibilidad de alimento debida a las heces y pseudoheces de los mejillones, así como a un incremento del hábitat y del refugio ante predadores (Silver Botts *et al.*, 1996; Thayer *et al.*, 1996, 1997; Stewart *et al.*, 1998 a, b, 1999; Kuhns y Berg, 1999). Dado que las jaulas empleadas en el presente trabajo estaban provistas de una malla de 5 mm de poro, el aumento de la densidad de invertebrados asociados al mejillón dorado en ellas no puede ser

#### CAP. 4. FAUNA ACOMPAÑANTE

atribuido a la protección frente a predadores ícticos. Por otro lado, el grado de exposición a pequeños predadores, para los que la malla de 5 mm no representa una barrera, no parece ser significativamente diferente entre las áreas con y sin mejillones. De esta manera, las mayores densidades de invertebrados no parecen deberse a una mayor protección frente a la predación.

La protección ante los predadores no es sino uno más de los efectos beneficiosos potenciales dentro de una amplia gama de condiciones que se derivan del aumento de la complejidad del sustrato. De hecho, un sustrato más complejo proporciona una mayor estructuración de la superficie, creando así microhábitats nuevos y maximizando el uso del espacio. La acumulación vertical de los mejillones añade una dimensión nueva al ambiente bentónico disponible para la colonización. Es más, los sustratos con una estructura compleja resultan más eficientes para amortiguar tensiones físicas, tales como el oleaje y la acción de la corriente, de manera que facilitan la retención de fauna y alimentos en el sistema (Klerks *et al.*, 1996; Stewart *et al.*, 1999 y 2003). A pesar de que los incrementos en abundancia y biomasa en las zonas colonizadas por el mejillón dorado (con respecto de aquellas desprovistas de mejillones) son a grandes rasgos proporcionales al aumento de la superficie disponible que suponen las valvas de los mejillones (ver antes), creemos que los mecanismos implicados no están asociados simplemente al aumento de la superficie colonizable. De hecho, ninguno de los invertebrados registrados son organismos sésiles que pudieran tener el crecimiento limitado por la disponibilidad de sustrato para asentarse. Por el contrario la mayoría de ellos reptan activamente a lo largo y ancho del sustrato, y son probablemente las cavidades bajo y entre los mejillones, más que la superficie de las valvas, el nuevo hábitat que contribuye a aumentar sus densidades (Stewart *et al.*, 2003).

Se ha comprobado que el aporte adicional de materia orgánica que representan las heces y pseudoheces del molusco puede ser decisivo para el crecimiento de la fauna asociada a los lechos de mejillones (e.g., Ricciardi, 1998; González y Downig, 1999; Greenwood *et al.*, 2001). Sin embargo, la información derivada de este trabajo no parece respaldar esta relación. En efecto, dado que el volumen de heces y pseudoheces producido por un lecho de mejillones aumenta proporcionalmente con la biomasa de los mismos, cabría esperar que a mayor biomasa de mejillones mayores fueran las poblaciones de invertebrados asociados. Sin embargo, tal relación no se observa en nuestras muestras. No obstante, no

hay que perder de vista que nuestro experimento no fue diseñado con el propósito de evaluar la influencia de la complejidad del sustrato y del enriquecimiento en materia orgánica por separado, y es probable que los resultados aquí obtenidos reflejen una combinación de ambos efectos (Stewart *et al.*, 1998 b; Bially y MacIsaac, 2000).

El aporte de materia orgánica a través de heces y pseudoheces debería beneficiar principalmente a los animales sedimentívoros, tales como oligoquetos, caracoles, así como algunos rotíferos, sanguijuelas y copépodos. Sin embargo, el aumento de estos grupos en comparación con los predadores no puede ser utilizado como una evidencia del efecto de las heces y pseudoheces sobre las asociaciones de invertebrados dado que los predadores también aumentarían en respuesta a la mayor oferta de presas sedimentívoras. Los resultados aquí presentados confirman esta hipótesis en la medida en que no hay diferencias aparentes entre el crecimiento poblacional de los distintos grupos tróficos de invertebrados asociados.

### *El mejillón dorado promueve invertebrados más grandes*

Además de los aumentos en abundancia y biomasa, el mejillón dorado parece promover mayores tallas en los invertebrados asociados. Al comparar las tallas promedio de oligoquetos, quironómidos y gasterópodos en áreas con y sin mejillón dorado se observa que en las primeras estos animales son siempre mayores que en las segundas (prueba de t pareada,  $p < 0.001$  en todos los casos; Tabla A4-4 del Apéndice). Es concebible suponer que esto es el reflejo de diferencias en la competencia por el refugio entre las áreas sin mejillones y pobremente estructuradas, frente a los sustratos altamente estructurados que ofrecen las áreas colonizadas por el mejillón dorado (Stewart *et al.*, 1999). Los hábitats intersticiales entre las conchas de los bivalvos pueden ser preferidos por la fauna por ofrecer refugio ante los predadores. En algunas especies de invertebrados bentónicos se ha visto que los individuos pequeños son excluidos competitivamente de estos lugares por los de mayor talla, que consecuentemente pasan a dominar (Stewart *et al.*, 1999). Este tipo de selección puede ser debida a competencia tanto intra como interespecífica. En el presente trabajo se puede observar que en las áreas pobladas por el mejillón dorado el gasterópodo de mayor tamaño, *Heleobia piscium*, es proporcionalmente más abundante, mientras que

en las áreas sin mejillones dominan morfotipos de menor talla (probablemente *Planorbidae* spp.).

Hay que tener en cuenta que toda extrapolación directa de los presentes resultados a las condiciones de campo tiene que ser hecha con precaución. En la naturaleza no existe un sustrato que se asemeje a la superficie lisa de las jaulas de PVC usadas para este estudio. Probablemente las superficies rugosas de los sustratos disponibles en la naturaleza, tales como rocas, troncos y raíces, pueden albergar mayores cantidades de invertebrados que los paneles de PVC. Sin embargo, las tendencias principales encontradas en el presente estudio son tan marcadas y consistentes que incluso un efecto algo menos intenso que el observado en estas condiciones artificiales sería lo suficientemente significativo como para afectar profundamente al ecosistema.

#### *Evolución temporal*

Como puede apreciarse en la Fig. 4-1, en las áreas colonizadas por el mejillón dorado la biomasa total de invertebrados aumentó gradualmente desde principios del otoño (abril de 2003) hasta fines del verano (marzo de 2004), en concordancia con el aumento de la biomasa de mejillones. Este aumento de la biomasa de invertebrados mostró una correlación positiva y significativa con el tiempo de exposición en el agua ( $R^2 = 0.79$ ). La abundancia de invertebrados también siguió la misma tendencia, con excepción de la última fecha de muestreo, en la que las abundancias totales fueron menores que 3 meses antes (Fig. 4-1). Sin embargo, la comparación de las barras de la Fig. 4-1 puede resultar engañosa puesto que las diferencias entre las abundancias totales de las dos últimas fechas de muestreo reflejan la dominancia numérica de un único taxón muy abundante, los rotíferos. La abundancia de este grupo cae abruptamente de 200 000 ind.  $m^{-2}$  en diciembre de 2003 a 40 000 ind.  $m^{-2}$  en marzo del siguiente año (Tabla 4-1). De hecho, si exceptuamos a los rotíferos y a los quironómidos, todos los demás grupos de invertebrados (seis taxones de ocho) fueron más abundantes en marzo de 2004 que en diciembre de 2003 (Tabla 4-1).



## CAP. 4. FAUNA ACOMPAÑANTE

La evolución temporal de la colonización en las áreas sin mejillones comienza con un aumento de los invertebrados acompañantes de la primera a la segunda fecha de muestreo, al igual que lo que ocurría en las áreas colonizadas por el mejillón dorado. Sin embargo, de ahí en adelante los perfiles difieren profundamente, puesto que en las áreas sin mejillones no se vuelven a observar aumentos en la biomasa y las abundancias cambian de forma errática a lo largo del período de muestreo (Fig. 4-1). Estas tendencias recuerdan a las observadas por otros autores que trabajaron con el mejillón cebra (e.g., Silver Boots *et al.*, 1996; Strayer *et al.*, 1999), y sugieren que los sustratos con y sin mejillones tienen distintas capacidades de carga de invertebrados acompañantes, de manera que los sustratos no colonizados por bivalvos se saturan antes.

### *Efectos a nivel del ecosistema*

Los efectos que tienen los bivalvos introducidos sobre los ecosistemas se deben fundamentalmente a su alta actividad filtradora. Los procesos de filtración en el fondo del río originan un acoplamiento pelágico-bentónico, que a su vez promueve cambios a otros niveles del ecosistema acuático. Así, aparte de los cambios en la fauna bentónica, se han descrito muchos otros efectos que incluyen aumento de la claridad del agua, mayor crecimiento de macrófitas, tasas de sedimentación aceleradas, alteraciones en el ciclo de nutrientes, disminución de las poblaciones de fitoplancton y zooplancton con las consecuentes alteraciones para los niveles tróficos superiores, etc. (Phelps, 1994; Caraco *et al.*, 1997; James *et al.*, 1997; Karatayev *et al.*, 1997; Baker *et al.*, 1998; Pace *et al.*, 1998; Strayer *et al.*, 1999). Como se vio en el capítulo 2 (Tasas de filtración), el mejillón dorado presenta tasas de filtración tan altas o incluso mayores que el mejillón cebra (Sylvester *et al.*, 2005), y en los cuerpos de agua que ha invadido en Sudamérica puede alcanzar densidades de hasta 150 000 ind. m<sup>-2</sup> (Darrigran 2002; Boltovskoy *et al.*, 2006). Esto, en conjunto con los resultados presentados en el presente capítulo, indica que *L. fortunei* ejerce una fuerte influencia sobre los sistemas que invade. Es probable que el efecto en cascada de sus impactos directos sobre el plancton (Cataldo *et al.*, 2005; Sylvester *et al.*, 2005; ver también Cap. 2), la fauna bentónica (presente capítulo) y las larvas de peces (Paolucci *et al.*, 2005) sea responsable del aumento del 300% en las capturas de agua dulce en Argentina durante la última década (Boltovskoy *et al.*, 2006; ver Fig. 3-6, Cap. 3).

Strayer y Smith (2001) y Strayer *et al.* (2004) sugirieron que el impacto del mejillón cebra en los ecosistemas fluviales no está determinado exclusivamente por lo que ocurre en los lechos de mejillones, sino que puede impactar sobre hábitats distantes a través del aumento de la claridad del agua y de la alteración de las comunidades planctónicas, las tasas de sedimentación y el reciclado de nutrientes en todo el sistema. Estos autores sostienen que el aumento de la abundancia de invertebrados asociado a bivalvos exóticos, que comúnmente se observa en la gran mayoría de los trabajos sobre el tema, está restringido al área inmediatamente adyacente a los lechos de mejillones mismos, mientras que fuera de ellas las abundancias de invertebrados disminuyen. En consecuencia, el efecto global de los mejillones sobre la producción bentónica y pesquera del ambiente, en este caso el río Hudson, es negativo.

Sin embargo, existen importantes diferencias entre el río Hudson y la cuenca del Paraná-Uruguay y Río de la Plata, que pueden dar lugar a consecuencias divergentes de la invasión por bivalvos filtradores. Los peces del río Hudson, en particular las especies nativas, son en su gran mayoría planctívoros, por lo que no se benefician en forma directa del mejillón cebra como alimento, al tiempo que sí soportan un impacto negativo por la competencia con el mejillón por el plancton (Pace *et al.*, 1998; Strayer y Smith, 2001). En contraste, los ríos invadidos por el mejillón dorado en Sudamérica albergan una abundante fauna íctica que preda intensamente sobre todo el rango de tallas de del mejillón (Montalto *et al.*, 1999; Penchaszadeh *et al.*, 2000; Paolucci *et al.*, 2005; Sylvester *et al.*, en prensa). En estas aguas el plancton es escaso (Boltovskoy *et al.*, 1995; De Cabo *et al.*, 2003), y las especies planctívoras consecuentemente excepcionales (Agostinho *et al.*, 1997), siendo éste un sistema gobernado por fuentes de energía detríticas. De esta manera, las especies de peces sedimentívoros que no pueden consumir directamente al mejillón dorado sí pueden beneficiarse del enriquecimiento del sedimento en materia orgánica por las heces y pseudoheces (Thayer *et al.*, 1997), así como del aumento de las abundancias de invertebrados en asociación con los lechos de mejillones (Thayer *et al.*, 1997; Kuhns y Berg, 1999; presente trabajo). Dado que los ríos de Sudamérica albergan pocas especies filtradoras, de las que solamente *C. fluminea* (otra especie invasora) puede llegar a ser ocasionalmente abundante, es muy probable que antes de la llegada del mejillón dorado los mecanismos de acople pelágico-bentónico fueran escasos y débiles. Cerca de 2 000 000 tn de carbono orgánico particulado son arrastradas río abajo al mar todos los años (Depetris y

Kempe, 1993; Guerrero *et al.*, 1997). Con la aparición del mejillón dorado una parte de esta materia orgánica es interceptada y convertida en una forma utilizable por organismos incapaces de alimentarse de pequeñas partículas en suspensión, tales como muchos invertebrados bentónicos y especies de peces (Boltovskoy *et al.*, 2006).

### *Los efectos son dinámicos*

Es necesario remarcar que tanto las poblaciones de especies invasoras como sus efectos sobre los ecosistemas que invaden, incluyendo las abundancias de los invertebrados bentónicos asociados, son dinámicos y a menudo dependen del tiempo pasado desde que se produjo la invasión. En Europa y Estados Unidos se ha observado que el mejillón cebra alcanza un pico de abundancia al poco tiempo de invadir un sistema, pero que luego las densidades pueden declinar significativamente hasta estabilizarse a niveles relativamente bajos, disminuyendo en consecuencia su impacto (Karatayev, 1994; Haynes *et al.*, 1999). Sin embargo, también se han reportado casos en los que las densidades poblacionales del mejillón cebra no se han modificado luego de alcanzar su máximo (Burlakova *et al.*, en prensa). Para el mejillón cebra la declinación después del pico de abundancia se produce alrededor de 10-15 años después del ingreso (Karatayev, 1994; Karatayev *et al.*, 1997). Puesto que el mejillón dorado invadió Sudamérica en la década de los 90 (Pastorino *et al.*, 1993), sus densidades en el sistema probablemente ya se han estabilizado. Probablemente quepa esperar futuros cambios en el impacto de este molusco debido al retraso temporal de las poblaciones de otras especies para adaptarse al invasor, y al hecho de que el mejillón continúa expandiéndose activamente hacia el norte a lo largo del sistema del río Paraná (e.g., Avelar *et al.*, 2004), de manera que la invasión de la cuenca del Amazonas parece ser tan sólo una cuestión de tiempo (Boltovskoy *et al.*, 2006). Así, aún considerando que localmente el impacto de esta especie podría atenuarse en alguna medida, probablemente los efectos a nivel global van a seguir en aumento.

*Consideraciones finales sobre los impactos en el ecosistema*

Aún se requiere mucho trabajo antes de que podamos comprender y cuantificar en forma aceptable los impactos que tiene el mejillón dorado sobre los grandes ríos de llanura sudamericanos. En el capítulo 3 se han mostrado las interacciones directas de este animal con los peces (Sylvester *et al.*, en prensa), concluyéndose que pueden llevar al notable aumento de las pesquerías continentales a partir de 1994 (Boltovskoy *et al.*, 2006; ver Fig. 3-6, Cap. 3). Los resultados del presente capítulo refuerzan aquellas conclusiones apuntando a enriquecimientos bióticos adicionales de las rutas tróficas mediados por el mejillón invasor. Este trabajo corrobora algunas de las predicciones previas sobre los impactos potenciales de esta especie para el sistema invadido (e.g., Ricciardi, 1998; MacNeill, 2001), pero también destaca profundas diferencias con los efectos del mejillón cebra en Europa y América del Norte. Estas diferencias parecen responder más a contrastes ambientales entre los sistemas invadidos, que a disimilitudes entre las especies consideradas.

## Conclusiones

Los resultados del presente trabajo de Tesis indican que el mejillón dorado tiene un enorme potencial de impacto sobre los sistemas acuáticos continentales de Sudamérica que invade. Este potencial se debe en gran medida a la fisiología y la ecología trófica de esta especie.

Además de sus indudables perjuicios económicos por las interferencias con las actividades humanas (Boltovskoy *et al.*, 1999), situación que motivó los primeros llamados de atención sobre su presencia en nuestro país, también se le han atribuido impactos ambientales negativos. Por ejemplo, se ha comprobado mediante experimentos de campo en condiciones muy próximas a las naturales que el mejillón dorado causa disminuciones del fitoplancton que van del 62 al 99% (Cataldo *et al.*, 2005). El clareado de la columna de agua es un efecto que ha sido ampliamente reportado para los cuerpos de agua invadidos por *D. polymorpha* en el hemisferio norte (e.g., Caraco *et al.*, 1997; Karatayev *et al.*, 1997).

Otro problema potencial relacionado con el asentamiento y la actividad de los bivalvos filtradores pueden ser las floraciones de cepas tóxicas de *Microcystis*, que traen aparejadas consecuencias negativas para la calidad del agua y riesgos para la salud de animales tanto silvestres como domésticos, aunque la información disponible en la actualidad sobre estas relaciones es contradictoria y no concluyente.

En primer lugar, aunque todos los indicios sugieren un efecto negativo de las cepas de cianobacterias que contienen microcistina para las fases larvarias de *D. polymorpha* (Dionisio Pires *et al.*, 2003, en prensa), no está claro cuál es el efecto sobre los adultos. Algunos autores han reportado que los mejillones adultos consumen cianobacterias tóxicas, incluso preferentemente frente a otras algas (Dionisio Pires y Van Donk, 2002; Dionisio Pires *et al.*, 2004 a; Dionisio Pires *et al.*, 2005 a); mientras que otros han observado rechazo de las cepas tóxicas y efectos negativos de éstas sobre *D. polymorpha* (Juhel *et al.*, 2006 a, b). Estas divergencias parecieran surgir de las distintas relaciones que se establecen

## CONCLUSIONES

entre *Microcystis* y *D. polymorpha* dependiendo del estado trófico del sistema (Raikow *et al.*, 2004; Dionisio Pires *et al.*, en prensa).

En segundo lugar, se han observado efectos divergentes de la interacción de *D. polymorpha* con *Microcystis* para la calidad del agua. Los resultados de Vanderploeg *et al.* (2001) sugieren que el intenso clareado ejercido por *D. polymorpha* y la expulsión selectiva en pseudoheces de células viables de cianobacterias tóxicas son responsables de las floraciones tóxicas que se han producido en algunos cuerpos de agua de Estados Unidos luego del ingreso del bivalvo. Esto tiene particular incidencia en los cuerpos de agua someros en los que *D. polymorpha* filtra diariamente una fracción significativa de la columna de agua, y en aquellos en los que las pseudoheces son resuspendidas por efecto de la corriente, la acción del viento, etc. (Vanderploeg *et al.*, 2001). En oposición con esto, otros autores han observado la efectiva ingestión y asimilación de cepas tóxicas de cianobacterias por parte del mejillón cebra, y han postulado su utilidad para la clarificación y la restauración de cuerpos de agua con problemas de eutrofización y de floraciones tóxicas (Reeders y Bij de Vaate, 1990; Reeders *et al.*, 1993; Dionisio Pires *et al.*, 2005 b). Sin embargo, a pesar de que se han reportado fenómenos de autodepuración de las cianotoxinas por parte del bivalvo (Dionisio Pires *et al.*, 2004 b), la asimilación de algas tóxicas también generaría problemas de bioacumulación y transferencia de toxinas a los peces y a las aves acuáticas (Von Rückert *et al.*, 2004; Sylvester *et al.*, en prensa; Dionisio Pires *et al.*, en prensa). Los cuerpos de agua de Sudamérica no están exentos de floraciones con cepas tóxicas de *Microcystis* (Quirós y Luchini, 1983; Berón, 1990; Hirooka *et al.*, 1999; De Leon y Yunes, 2001; Bordet, 2003), por lo que es probable que la dispersión de *L. fortunei* traiga consecuencias en relación con la presencia y la transferencia de estas cianotoxinas en las redes tróficas de los ecosistemas acuáticos del continente.

La dispersión de patógenos constituye otro de los efectos negativos potenciales de la invasión por el mejillón dorado (Boltovskoy *et al.*, 2006). *L. fortunei* ha sido identificada como el hospedador intermediario de trematodos patogénicos, y la introducción accidental del bivalvo en el río Uji, Japón, ha dado lugar a la infección de peces ciprínidos por estos parásitos (Ogawa *et al.*, 2004).

## CONCLUSIONES

Eventuales déficits de oxígeno debidos a la respiración y a la descomposición de productos de desecho en lugares intensamente colonizados, así como la bioacumulación de contaminantes organoclorados y de metales pesados en niveles tróficos superiores mediados por los mejillones son también efectos ambientales perjudiciales que se pronostican en conexión con esta invasión (Mazak *et al.*, 1997; Villar *et al.*, 1999; MacNeill, 2001; Effler y Siegfried, 1994), aunque hasta ahora no han sido reportados en relación con *L. fortunei*.

Además, algunos resultados preliminares del presente estudio también evidencian efectos negativos potenciales derivados de la sustitución de especies (por ejemplo, para los oligoquetos, *Nais pardalis* por *N. variabilis* y *Dero sawayai*, ver Cap. 4 y Tabla A4-3 del Apéndice). Eventualmente esto podría implicar una simplificación y homogenización de la biodiversidad (Wittenberg y Cock, 2001).

Sin embargo, el cuadro de los efectos de *L. fortunei* sobre los ecosistemas invadidos es heterogéneo, ya que también parece haber importantes consecuencias ambientales positivas. En el presente trabajo se muestra que el bivalvo es capaz de interceptar y retener enormes cantidades de energía, que de otra manera serían exportadas al mar. Nuestros resultados (así como los de otros autores: e.g., Darrigran *et al.*, 1998; Montalto *et al.*, 1999; Penchaszadeh *et al.*, 2000) sugieren que este efecto ha dado lugar a la formación de nuevas rutas tróficas de mucha importancia, a través de las cuales parte de esta energía es redirigida hacia otros compartimentos del sistema que resultan beneficiados. En primer lugar, hemos podido ver que una amplia gama de consumidores, en particular los peces, se benefician directamente con la presencia de este nuevo ítem alimentario. Por otro lado, el enriquecimiento del sustrato, al menos localmente, tanto en materia orgánica, como en fauna asociada en los lechos de mejillones, puede transmitirse también a los organismos bentófagos. De manera que, aún cuando *L. fortunei* tenga efectos perjudiciales por competencia con organismos planctófagos o por pastoreo sobre el plancton, el efecto global puede ser favorable debido al enriquecimiento del sistema que produce la retención de la materia orgánica en tránsito.

No obstante esto, por la creciente expansión e importancia del fenómeno de las invasiones biológicas, así como por las dramáticas consecuencias que en muchos casos han tenido,

## CONCLUSIONES

normalmente se identifica a las especies invasoras con eventos catastróficos, de consecuencias irremediablemente negativas. Como acabamos de ver, el estudio detallado de los procesos y cambios que traen aparejados este tipo de organismos nos muestra a veces una situación intermedia, en la que efectos negativos se combinan con otros que podrían ser beneficiosos para el ambiente colonizado. Sin embargo, en ocasiones la rápida adhesión a los diagnósticos preliminares basados en los efectos más inmediatos y espectaculares y, a menudo también, en preconceptos derivados de experiencias en otras regiones, con otros organismos y bajo condiciones ambientales diferentes, da lugar a evaluaciones superficiales y a veces erradas, o cuando menos incompletas de la situación. Por el contrario, algunos de los efectos, tanto beneficiosos como perjudiciales, más profundos y a largo plazo, pueden ser ignorados largo tiempo por falta de estudios. Por consiguiente, partiendo de la base de que un componente fundamental para la preservación de nuestros recursos naturales y valores ambientales es la prevención y el control de las invasiones biológicas, lo cual necesariamente significa una actitud conservadora y prudente, los efectos de una especie foránea que ya está instalada en nuestros ambientes no pueden ser evaluados desde la misma óptica prejuiciosa sino desde el análisis y la investigación objetivos.

A pesar de que el conocimiento de la biología, la fisiología y la ecología de *L. fortunei* va en aumento, junto con su creciente área de distribución e importancia global, hay aún innumerables huecos en su conocimiento. Por ejemplo, se desconocen los efectos que tiene esta especie sobre los invertebrados bentónicos a nivel del ecosistema, incluyendo sitios alejados de los lechos de mejillones pero cuyo ámbito es impactado por la presencia del molusco. Tampoco hay estudios sobre su efecto sobre la diversidad de estas comunidades. Carecemos de información acerca de los cambios que se han producido en el plancton de los cuerpos de agua colonizados. Asimismo, existen numerosas cuestiones por resolver acerca de las consecuencias más a largo plazo de los cambios ambientales que *L. fortunei* presumiblemente promueve, tales como el aumento de las poblaciones de peces, la alteración de las comunidades planctónicas o la aceleración de las tasas de sedimentación y de mineralización de nutrientes. Por consiguiente, resta aún mucho por estudiar antes de que podamos tener una idea acabada de los efectos de la invasión de Sudamérica por parte de este bivalvo. Por ello, los efectos que en este trabajo se identifican, algunos de los cuales con implicaciones potencialmente positivas para los ecosistemas locales, no son



## CONCLUSIONES

sino una pequeña parte del cuadro y por ende de ninguna manera pueden tomarse como una valoración global del impacto de esta especie invasora.

## Bibliografía

- Ackerman, J.D. (1999). Effect of velocity on the filter feeding of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): Implications for trophic dynamics. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 1551-1561.
- Agostinho, A.A., Hahn, N.S., Gomes, L.C. y Bini, L.M. (1997). Estrutura trófica. In: Vazzoler, A.E.A.M. *et al.* (Ed). A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Maringá: Eduem. cap. II. 6, p. 229-248.
- Aldridge, D.W., Payne, B.S. y Miller, A.C. (1995). Oxygen consumption, nitrogenous excretion, and filtration rates of *Dreissena polymorpha* at acclimation temperature between 20 and 32°C. North Carolina Agricultural and Technical State University, U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station.
- Armengol, M.F.L. y Casciotta, J.R. (1998). First record of the predation of the introduced freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) by the native fish *Micropogonias furnieri* (Sciaenidae). Iberus, 16: 105-108.
- Avelar W.E.P., Martim S.L., Vianna M.P. (2004). A new occurrence of *Limnoperna fortunei* (Dunker 1856) (Bivalvia, Mytilidae) in the State of São Paulo, Brazil. Brazilian Journal of Biology 64: 739-742.
- Baker, S.M., Levinton, J.S., Kurdziel, J.P. y Shumway, S.E. (1998). Selective feeding and biodeposition by zebra mussels and their relation to changes in phytoplankton composition and seston load. Journal of Shellfish Research 17(4): 1207-1213.
- Bartsch, L.A., Richardson, W.B. y Sandheinrich, M.B. (2003). Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) limit food for larval fish (*Pimephales promelas*) in turbulent systems: a bioenergetics analysis. Hydrobiologia, 495: 59-72.
- Bartsch, M.R., Bartsch, L.A. y Gutreuter, S. (2005). Strong effects of predation by fishes on an invasive macroinvertebrate in a large floodplain river. Journal of the North American Benthological Society, 24: 168-177.
- Bastviken, D.T.E., Caraco, N.F. y Cole, J.J. (1998). Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. Freshwater Biology, 39: 375-386.

## BIBLIOGRAFÍA

- Belaich M., Oliver, C., Pilloff, M., Porta, A. (2006). Evaluation of a biomarker of Cd(II) exposure on *Limnoperna fortunei*. *Environmental Pollution*, 144: 280-288.
- Berg, S. J., Fisher, S.W. y Landrum, P.F. (1996). Clearance and processing of algal particles by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Journal of Great Lakes Research* 22: 779-788.
- Beron, L. (1990). Features of the limnological behavior of Salto Grande's reservoir (Argentina-Uruguay). *Ecological Modelling*, 52: 87-102.
- Bially, A. y MacIsaac, H.J. (2000). Fouling mussels (*Dreissena* spp.) colonize soft sediments in Lake Erie and facilitate benthic invertebrates. *Freshwater Biology*, 43: 85-97.
- Bó, R.F., Quintana, R.D. y Malvárez, A.I. (2002). El uso de las aves acuáticas en la región del delta del río Paraná. En: Primer Taller sobre la Caza de Aves Acuáticas. Hacia una estrategia para el uso sustentable de los recursos de los humedales (Eds. D.E. Blanco, J. Beltrán, V. de la Balze), pp. 93-106. *Wetlands International*.
- Boles, L.C. y Lipcius, R.N. (1997). Potential for population regulation of the zebra mussel by fin-fish and the blue crab in North American estuaries. *Journal of Shellfish Research*, 16: 179-186.
- Boltovskoy, D. y Cataldo, D. (1999). Population dynamics of *Limnoperna fortunei*, an invasive fouling mollusc, in the lower Paraná river (Argentina). *Biofouling*, 14: 255-263.
- Boltovskoy, D., Correa, N. y Cataldo, D. (1999). Bivalvos plaga invasores en Argentina: *Corbicula fluminea* y *Limnoperna fortunei*. *Newsletter of the International Society of Medical and Applied Malacology*, 10 :7-9.
- Boltovskoy D., Izaguirre, I. y Correa, N. (1995). Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. *Hydrobiologia*, 312: 171-182.
- Boltovskoy, D., Correa, N., Cataldo, D. y Sylvester, F. (2006). Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions*, 8: 947-963.
- Boltovskoy D., Correa N., Cataldo D., Stripeikis J. y Tudino M. (1997). Environmental stress on *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Paraná River delta (Argentina): complex pollution-related disruption of population structures. *Archiv für Hydrobiologie*, 138(4): 483-507.

## BIBLIOGRAFÍA

- Bordet, F.H. (2003). Estudio del comportamiento estacional de *Cianofitas*, como agente biológico, para la detección de la calidad del agua en el Embalse de Salto Grande (Entre Ríos, Argentina). Tesina de Licenciatura. Facultad de Humanidades y Ciencias de la Universidad del Litoral.
- Boschi, E.E. (1981). Decapoda Natantia. En: Fauna de agua dulce de la República Argentina (Ed. R.A. Ringuelet), Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, pp. 1-61.
- Bottrell, H.H., Duncan, A., Gliwicz, Z.M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P. y Weglenska, T. (1975). A review o some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology*, 24: 419-456.
- Botts, P.S., Patterson, B.A. y Schloesser, D.W. (1996). Zebra mussel effects on benthic invertebrates: Physical or biotic? *Journal of the North American Benthological Society*, 15: 179-184.
- Brandt, A.P. (2004). Dieta e uso do habitat por *Lontra longicaudis* (Carnivora: Mustelidae) no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal de Rio Grande do Sul, Brasil.
- Burlakova, L.E., Karatayev, A.Y. y Padilla, D. K. (en prensa). Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time. *Hydrobiologia*.
- Buttner, K. y Heidinger, R.C. (1981). Rate of filtration in the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*. *Transactions of the Illinois State Academy of Sciences* 74: 13-17.
- Caprari, J.J. (2006). Capítulo 12, pinturas antiincrustantes. En: Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Darrigran, G. y Damborenea, C. Eds., pp. 181-211.
- Caraco, N.F., Cole, J.J., Raymond, P.A., Strayer, D.L., Pace, M.L., Findlay, S.E.G. y Fischer, D.T. (1997). Zebra Mussel Invasion in a Large, Turbid River: Phytoplankton Response to Increased Grazing. *Ecology*, 78(2): 588-602.
- Cataldo, D. y Boltovskoy, D. (2000). Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the lower Paraná river and the Río de la Plata estuary (Argentina). *Aquatic Ecology* 34: 307-317.
- Cataldo, D. H., Boltovskoy, D. y Pose, M. (2003). Toxicity of chlorine and three nonoxidizing molluscicides to the pest mussel *Limnoperna fortunei*. *Journal Awwa* 95: 66-78.
- Cataldo, D., Boltovskoy, D., Marini, V. y Correa, N. (2002). Limitantes de la expansión de *Limnoperna fortunei* en la cuenca del Plata: la predación por peces. En: Terceras

## BIBLIOGRAFÍA

- Jornadas para la Conservación de la Fauna Íctica del Río Uruguay, Paysandú, Uruguay, 25-26 April 2002.
- Cataldo, D., Boltovskoy, D., Stripeikis, J. y Pose, M. (2001 a). Condition index and growth rates of field caged *Corbicula fluminea* (Bivalvia) as biomarkers of pollution gradients in the Paraná river delta (Argentina). *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 4: 187–201.
- Cataldo, D., Colombo, J.C., Boltovskoy, D., Bilos, C. y Landoni, P. (2001 b). Environmental toxicity assessment in the Paraná river delta (Argentina): simultaneous evaluation of selected pollutants and mortality rates of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) juveniles. *Environmental Pollution* 112: 379–389.
- Cataldo, D., O' Farrel, I., Paolucci, E. Sylvester, F. y Boltovskoy, D. (2005). Efectos de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton y los nutrientes. III Congreso Argentino de Limnología, Chascomús 31 Oct. al 2 Nov. de 2005.
- César, I.I., Ocon C., Paggi, A.C., Rodrigues Capitulo, A., Spaccesi, F., Tangorra, M. y Tassara, M. P. (2000). Diversidad de invertebrados bentónicos del Río de la Plata. *Biología Acuática*, 19: 27-63.
- Clemente, J.M. y Brugnoli, E. (2000). Primer registro de *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) en el Río Negro (Embalse Palmar) y Río Yí. Tercer Seminario sobre la Calidad de las Aguas Contaminadas, Colón, Entre Ríos, Argentina, 29-30 de noviembre de 2000.
- Colares, E.P. y Waldemarin, H.F. (2000). Feeding of the neotropical river otter (*Lontra longicaudis*) in the coastal region of the Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, 17(1): 6-13.
- Colautti, R.I., Bailey, S.A., van Overdijk, C.D.A., Amundsen, K. y MacIsaac, H.J. (2006). Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biological Invasions* 8: 45-59.
- Darrigran, G. (2002). Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions*, 4: 45-156.
- Darrigran, G. y Damborenea, C. (2005). A South American bioinvasion case history: *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), the golden mussel. *American Malacological Bulletin*, 20: 105-112.

## BIBLIOGRAFÍA

- Darrigran, G. y Ezcurra de Drago, I. (2000). Invasion of the exotic freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) in South America. *The Nautilus*, 114:69-73.
- Darrigran, G. y Mansur, M.C.D. (2006). Capítulo 6, distribución, abundancia y dispersión. En: Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Darrigran, G. y Damborenea, C. Eds., pp. 93-110.
- Darrigran, G. y Pastorino, G. (1995). The recent introduction of a freshwater asiatic bivalve *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) into South America. *The Veliger*, Berkeley, 32 (2): 171-175.
- Darrigran, G., Penchaszadeh, P. y Damborenea, M.C. (1999). The reproductive cycle of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) from a neotropical temperate locality. *Journal of Shellfish Research*, 18: 361-365.
- Darrigran, G., Martin, S.M., Gullo, B. y Armendariz, L. (1998). Macroinvertebrates associated with *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in Río de la Plata, Argentina. *Hydrobiologia*, 367(1-3): 223-230.
- De Cabo, L., Puig, A., Arreghini, S., Olguín, H.F., Seoane, R. y Obertello, I. (2003). Physicochemical variables and plankton from the lower delta of the Paraná River (Argentina) in relation to flow. *Hydrological Processes*, 17: 1279-1290.
- De Leon, L. y Yunes, J.S. (2001). First Report of a Microcystin-Containing Bloom of the Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in the La Plata River, South America. *Environmental Toxicology*, 16(1): 110-112.
- Deaton, L.E., Derby, J.G.S., Subhedar, N., Greenberg, M.J. (1989). Osmoregulation and salinity tolerance in two species of bivalve mollusc: *Limnoperna fortunei* and *Mytilopsis leucophaeta*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 133(1-2): 67-79.
- Depetris, P.J. y Kempe, S. (1993). Carbon dynamics and sources in the Paraná River. *Limnology and Oceanography* 38, 382-395.
- Dermott, R.M. y Kerec, D. (1997). Changes to the deep-water benthos of eastern Lake Erie since the invasion of *Dreissena*: 1979 to 1993. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 922-930.
- Diggins, T. P. (2001). A seasonal comparison of suspended sediment filtration by quagga (*Dreissena bugensis*) and zebra (*D. polymorpha*) mussels. *Journal of Great Lakes Research* 27: 457-466.

## BIBLIOGRAFÍA

- Dionisio Pires, L.M. y Van Donk, E. (2002). Comparing grazing by *Dreissena polymorpha* on phytoplankton in the presence of toxic and non-toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology*, 47: 1855-1865.
- Dionisio Pires, L. M., Ibelings, B.W. y Van Donk E., (en prensa). Zebra mussels as a potential tool in the restoration of eutrophic shallow lakes, dominated by toxic cyanobacteria. En: *Zebra mussels in Europe*. Rajagopal, Van de Velde y Bij de Vaate eds.
- Dionisio Pires, L.M., Kusserow, R. y Van Donk, E. (2003). Influence of toxic and non-toxic phytoplankton on feeding and survival of *Dreissena polymorpha* (Pallas) larvae. *Hydrobiologia* 491: 193-200.
- Dionisio Pires, L.M., Bontes, B. M., Van Donk, E. e Ibelings, B.W. (2005 b). Grazing on colonial and filamentous, toxic and non-toxic cyanobacteria by the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Journal of Plankton Research*. 27(4): 331-339.
- Dionisio Pires, L.M., Ibelings, B.W., Brehm, M. y Van Donk, E. (2005 a). Comparing Grazing on Lake Seston by *Dreissena* and *Daphnia*: Lessons for Biomanipulation. *Microbial Ecology*, 50: 242-252.
- Dionisio Pires, L.M., Jonker, R.R., Van Donk, E. y Laanbroek, H.J. (2004 a). Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): application of flow cytometry to natural seston. *Freshwater Biology* 49, 116–126.
- Dionisio Pires, L.M., Karlssonb, K.M., Meriluotob, J.A.O., Kardinaalc, E., Visserc, P.M., Siewertsena, K., Van Donka, E. y Ibelingsa, B.W. (2004 b). Assimilation and depuration of microcystin–LR by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Aquatic Toxicology*, 69: 385-396.
- Doherty, F.G., Farris, J.L., Cherry, D.S., Cairns, J. (1986). Control of the freshwater fouling bivalve *Corbicula fluminea* by halogenation. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 15: 535-542.
- Dumont, H.J., Van de Velde, I. y Dumont, D. (1975). The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19(1): 75-97.
- Eckblad, J.W. (1971). Weight-Length Regression Models for Three Aquatic Gastropod Populations. *American Midland Naturalist*, 85(1): 271-274.

## BIBLIOGRAFÍA

- Effler, S. W. y Siegfried, C.A (1994). Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations in the Seneca river, New York: impact on oxygen resources. *Environmental Science & Technology*, 28(12): 2216-2221.
- Effler, S. W., Siegfried, C.A. y Ashby, S. 1996. Nutrient cycling impacts of zebra mussels in the Seneca river, New York. Upstate Freshwater Institute, New York State Museum, USAE Waterways Experiment Station. Sixth International Zebra Mussel and Other Aquatic Nuisance Species Conference, Dearborn, Michigan, March 1996.
- Eggleton, M.A., Miranda, L.E. y Kirk, J.P. (2004). Assessing the potential for fish predation to impact zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): insight from bioenergetics models *Ecology of Freshwater Fish*, 13: 85-95.
- Feller, R.J. y Warwick, R.M. (1988). Introduction to the study of meiofauna. Chap. 13: Energetics. Higgins H.P. and H. Thiel Eds. Smithsonian Institution Press, Washington, District of Columbia, USA, pp: 181-196.
- Ferriz R.A., Villar C.A., Colautti D. y Bonetto C. (2000) Alimentación de *Pterodoras granulosus* (Valenciennes) (Pisces, Doradidae) en la baja cuenca del Plata. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Nueva Serie,
- French, J.R.P. III y Bur, M.T. (1993). Predation of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, by freshwater drum in western Lake Erie. En: *Zebra Mussel Biology, Impacts and Control* (Eds. T.E. Nalepa, D.W. Schloesser), Lewis Publishers, Boca Raton, FL., pp. 453–464.
- French, J.R.P. y Bur, M.T. (1996). The effect of zebra mussel consumption on growth of freshwater drum in Lake Erie. *Journal of Freshwater Ecology*, 11: 283–289.
- Freyre, L.R., Protogino, L.C. e Iwaszkiw, J.M. (1983). Demografía del pejerrey *Basilichthys bonariensis bonariensis* (Pisces, Atherinidae) en el Embalse Río Tercero, Córdoba. Descripción de los artes de pesca. *Biología Acuática*, 4: 2-39.
- García, M.L. y Protogino, L.C. (2005). Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 34-38.
- Garton, D.W. y Haag, W.R. (1992). Seasonal reproductive cycles and settlement patterns of *Dreissena polymorpha* in Western Lake Erie. En: *Zebra Mussel Biology, Impacts and Control* (Eds. T.E. Nalepa, D.W. Schloesser), Lewis Publishers, Boca Raton, FL., pp. 111-128.



## BIBLIOGRAFÍA

- González, M.J. y Downing, A. (1999). Mechanisms underlying amphipod responses to zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion and implications for fish-amphipod interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(4): 679-685.
- Greenwood, K.S., Thorp, J.H., Summers, R.B. y Guelda, D.L. (2001). Effects of an exotic bivalve mollusc on benthic invertebrates and food quality in the Ohio River. *Hydrobiologia*, 462: 169-172.
- Griffiths, R.W., Schloesser, D.W., Leach, J.H. y Kovalak, W.P. (1991). Distribution and dispersal of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Great Lakes Region. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:1381-1388.
- Guerrero, R.A., Lasta, C., Acha, M., Mianzan, H. y Framiñan, M. (1997). Atlas Hidrográfico del Río de la Plata. Comisión Administradora del Río de la Plata, Buenos Aires.
- Håkanson, L. (1999). Water pollution. Backhuys Publishers, Leiden, 277 pp.
- Haynes, J.M. (1997). Zebra Mussels and benthic macroinvertebrate communities of Southwestern Lake Ontario and selected tributaries: Unexpected results?. *Great Lakes Research Review*, 3(1): 9-15.
- Haynes, J.M., Stewart, T.W. y Cook, G.E. (1999). Benthic macroinvertebrate communities in southwestern Lake Ontario following invasion of *Dreissena*: continuing change. *Journal of Great Lakes Research*, 25: 828-838.
- Hirooka, E.Y., Pinotti, M.H., Tsutsumi, T., Yoshida, F. y Ueno, Y. (1999). Survey of Microcystins in water between 1995 and 1996 in Paraná, Brazil using ELISA. *Natural Toxins*, 7(3): 103-109.
- Holeck, K.T., Mills, E.L., MacIsaac, H.J., Dochoda, M.R., Colautti, R.I. y Ricciardi, A. (2004). Bridging troubled waters: biological invasions, transoceanic shipping, and the Laurentian Great Lakes. *Bioscience*, 54(10): 919-929.
- Horgan, M.J. y Mills, E.L., 1997. Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): implications for freshwater lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54: 249-255.
- Hynes, H.B.N. (1970). The ecology of running waters. University of Toronto Press, Toronto, 555 pp.
- Iwanzki, S. y McCauley, R.W. (1993). Upper lethal temperatures of adult zebra mussels, (*Dreissena polymorpha*) En: *Zebra Mussel Biology, Impacts and Control* (Eds. T.E. Nalepa, D.W. Schloesser), Lewis Publishers, Boca Raton, FL., pp. 667-673.

## BIBLIOGRAFÍA

- Iwasaki, K. (1997). Climbing behaviour and tolerance to aerial exposure of a freshwater mussel, *Limnoperna fortunei*. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 56(1): 15-25.
- Iwasaki, K. y Uryu, Y. (1998). Life cycle of a freshwater Mytilid mussel, *Limnoperna fortunei*, in Uji River, Kyoto. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 57(2): 105-113.
- Iwaskiw, J. M. (2001). Pesquerías continentales del tramo argentino de la Cuenca del Plata. Consejo Federal de Inversiones, Argentina.
- James, W.F., Barko, J.W. y Eakin, H.L. (1997). Nutrient regeneration by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Journal of freshwater ecology*, 12(2): 209-216.
- Johannsson, O. E., Dermott, R., Graham, D. M., Dahl, J. A., Millard, E. S., Myles, D. D. y LeBlanc, J. (2000). Benthic and pelagic secondary production in Lake Erie after the Invasion of *Dreissena* spp. with implications for fish production. *Journal of the Great Lakes Research*, 26: 31-54.
- Johnston, T.A. y Cunjak, R.A. (1999). Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Freshwater Biology* 41:653-674.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386
- Jones, C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957
- Jørgensen, C. B. (1990). Bivalve filter feeding: hydrodynamics, Bioenergetics, physiology and ecology. Olsen & Olsen. 140 pp.
- Juhel, G., Davenport, J., O'Halloran, J., Culloty, S.C., O'Riordan, R.M., James, K.F., Furey, A. y Allis, O. (2006 a). Impacts of microcystins on the feeding behaviour and energy balance of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*: A bioenergetics approach. *Aquatic Toxicology* ,79:391-400.
- Juhel, G., Davenport, J., O'Halloran, J., Culloty, S., Ramsay, R., James, K., Furey, A. y Allis, O. (2006 b). Pseudodiarrhoea in zebra mussels *Dreissena polymorpha* (Pallas) exposed to microcystins. *The Journal of Experimental Biology*, 209: 810-816.
- Karatayev, A.Y. (1994). The Role of Zebra Mussels in Lake Ecosystems. Proceedings of The Fourth International Zebra Mussel Conference, Madison, Wisconsin, March 1994.
- Karatayev, A.Y., Burlakova, L. E. y Padilla, D. K. (1997). The Effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) Invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *Journal of Shellfish Research*, 16: 187-203.

## BIBLIOGRAFÍA

- Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E. y Padilla, D.K. (2002). Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. In: *Invasive Aquatic Species of Europe*. E. Leppakoski *et al.*, (Eds.), Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 433-446.
- Karatayev, A.Y., Boltovskoy, D., Padilla, D.K. y Burlakova, L.E. (en prensa b). The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Shellfish Research*.
- Karatayev, A.Y., Padilla, D.K., Minchin, D., Boltovskoy, D. y Burlakova, L.E. (en prensa a). Changes in global economy and trade, and potential spread of exotic freshwater bivalves. *Biological Invasions*.
- Kimura, T. (1994). The earliest record of *Limnoperna fortunei* (Dunker) from Japan. The Chiribotan (Newsletter of the Malacological Society of Japan), 25: 34-35 (in Japanese).
- Klerks, P.L., Fraleigh, P.C. y Lawniczak, J.E. (1996). Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on seston levels and sediment deposition in western Lake Erie. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2284-2291.
- Kraak, M.H.S., Kuipers, F., Schoon, H., de Groot, C.J., y Admiral, W. (1994). The filtration rate of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* usage for water quality assessment in Dutch rivers. *Hydrobiologia* 294: 13-16.
- Kryger, J. y Riisgard, H.U. (1988). Filtration rate capacities in 6 species of European freshwater bivalves. *Oecologia (Berl.)* 77: 35-37.
- Kuhns, L.A. y Berg, M.B. (1999). Benthic Invertebrate Community Responses to Round Goby (*Neogobius melanostomus*) and Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) Invasion in Southern Lake Michigan. *J. Great Lakes Res.* 25(4):910-917.
- Lee, C.H. y Chung, E.Y. (2001). Determination of experimental conditions for measurements of the clearance rate of an intertidal bivalve, *Glaucome chinensis*. *Korean Journal of Malacology*. Vol.17: 95-104.
- Lei, J. (1993). Estimation of filtration rate of zebra mussels. US Army Corps of Engineers, Waterways Experiment Station. Zebra mussel research. Technical note ZMR-4-06.
- Lewandowski, K. (1982). The role of early developmental stages in the dynamics of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) populations in lakes. II. Settling of larvae and the dynamics of number of settled individuals. *Ecologia Polska*, 30: 223-286.

## BIBLIOGRAFÍA

- Liebig, J. R. y Vanderploeg, H. A. (1995). Vulnerability of *Dreissena polymorpha* larvae to predation by Great Lakes calanoid copepods: the importance of the bivalve shell. *Journal of the Great Lakes Research*, 21: 353-358.
- Liotta, J., Giacosa, B. y Wagner, M. (1995). Lista comentada de la ictiofauna del delta del Río Paraná. *Revista de Ictiología*, 4: 23-32.
- López Armengol, M.F., Casciotta, J.R. (1998). First record of the predation of the introduced freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) by the native fish *Micropogonias furnieri* (Sciaenidae) in the Río de la Plata estuary, South America. *Iberus*, 16(2):105-108.
- Lopretto, E. C. (1995). Crustacea Eumalacostraca. En: Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio (Eds. E.C. Lopretto, G.T. Tell), Ediciones Sur, La Plata, pp. 1001-1039.
- Lozano, S.J., Scharold, J.V. y Nalepa, T.F. (2001). Recent declines in benthic macroinvertebrate densities in Lake Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(3): 518-529.
- Lvova, A.A. (1977). The ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in Uchinskoe Reservoir. *Kompleksnyye Issledovaniya Vodokhranilisch*, 4: 208-218 (en ruso).
- MacIsaac, H.J. (1996). Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. *American Zoologist*, 36: 287-299.
- MacIsaac, H.J., Sprules, W.G y Leach, J.H. (1991). Ingestion of small-bodied zooplankton by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): can cannibalism on larvae influence population dynamics? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 2051-2060.
- MacNeill, D.B. (2001). Biology and Potential Impacts of *Limnoperna fortunei* (Dunker). *Dreissena!* (The digest of the National Aquatic Nuisance Species Clearinghouse), 11:1-5.
- Magoulick, D. D. y Lewis, L. C. (2002). Predation on exotic zebra mussels by native fishes: effects on predator and prey. *Freshwater Biology*, 47: 1908-1918.
- Mansur, M.C.D.; Richinitti, L.M.Z. y Dos Santos, C.P. (1999). *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) molusco bivalve invasor na Bacia do Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biociências*, 7(2): 147-149.
- Martin, G. W. y Corkum, L. D. (1994). Predation of zebra mussels by crayfish. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1867-1871.

## BIBLIOGRAFÍA

- Mason, C.F. (1977). Populations and Production of Benthic Animals in two Contrasting Shallow Lakes in Norfolk. *Journal of Animal Ecology*, 46(1): 147-172.
- Matsui, Y., Nagaya, K., Funahashi, G., Goto, Y., Yuasa, A., Yamamoto, H., Ohkawa, K., Magara, Y. (2002). Effectiveness of antifouling coatings and water flow in controlling attachment of the nuisance mussel *Limnoperna fortunei*. *Biofouling*, 18(2):137-148.
- Matsui, Y., Nagaya, K., Yuasa, A., Naruto, H., Nagaya, K., Yuasa, A., Yamamoto, H., Ohkawa, K., Magara, Y. (2001). Attachment strength of *Limnoperna fortunei* on substrates, and their surface properties. *Biofouling*, 17(1):29-39.
- Matthews, M.A. y McMahon, R.F. (1994). The Survival of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian Clams (*Corbicula fluminea*) Under Extreme Hypoxia. Proceedings of The Fourth International Zebra Mussel Conference, Madison, Wisconsin, March 1994.
- Mazak, E.J., MacIsaac, H.J., Servos, M.R. y Hesslein, R. (1997). Influence of feeding habits on organochlorine contaminant accumulation in waterfowl on the great lakes. *Ecological Applications*, 7(4): 1133-1143.
- McEwen, G. F., Johnson, M. W. y Folsom, T. R. (1954). A statistical analysis of the performance of the Folsom plankton sample splitter, based upon test observations. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Klimatologie A7*, 502-527.
- Mersch, J., Jeanjean, A., Spor, H. y Pihan, J. C. (1992). The freshwater mussel *Dreissena polymorpha* as a bioindicator for trace metals, organochlorines and radionucleides. En: *Ecology, Biology Monitoring and first Applications in the Water Quality Management*, (Eds. D. Neumann, H.A. Jenner), Fischer Verlag, New York, NY., pp. 227-244.
- Miller, A.C. y Lei, J. (1993). A method for calculating the total mass of zebra mussels. US Army Corps of Engineers, Waterways Experiments Station. Zebra mussel research. Technical note ZMR-4-02.
- Molloy, D.P., Powell y J., Ambrose, P. (1994). Short-term reduction of adult zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Hudson River near Catskill, New York: An effect of juvenile blue crab (*Callinectes sapidus*) predation? *Journal of Shellfish Research*, 13: 367-371.
- Molloy, D.P., Karatayev, A.Y., Burlakova, E.B., Kurandina, D.P. y Laruelle, F. (1997). Natural enemies of Zebra Mussels: predators, parasites, and ecological competitors. *Reviews in Fisheries Science*, 5: 27-97.

## BIBLIOGRAFÍA

- Montalto, L., Oliveros, O.B., Ezcurra de Drago, I. y Demonte, L.D. (1999). Peces del Río Paraná Medio predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae). Revista de la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral, 3: 85-101.
- Morrison, T.W., Lynch, J.R. y Dabrowski, K. (1997). Predation on zebra mussels by freshwater drum and yellow perch in Western Lake Erie. Journal of the Great Lakes Research, 23: 177-189.
- Morton, B.S. (1973). Some aspects of the biology and functional morphology of the organs of feeding and digestion of *Limnoperna fortunei* (Dunker) (bivalvia:Mytilacea). Malacologia, 12(2):265-281.
- Morton, B.S. (1975). The colonisation of Hong Kong's raw water supply system by *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilacea) from China. Malacological Review, 8:91-105.
- Morton, B.S. (1977). The population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong. J. Zool. Lond., 181: 21-42.
- Morton, B. (1979). Freshwater fouling bivalves. In Britton, J.C., J.S. Mattice, C.E. Murphy y L.W. Newland, eds. pp. 1-14. Proceedings of the First International *Corbicula* Symposium, Texas Christian University Research Foundation, Fort Worth, Texas.
- Morton, B.S. (1982). The reproductive cycle in *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) fouling Hong Kong's raw water supply system. Oceanologia et Limnologia Sinica, 13(4): 312-324.
- Nagaya, K., Matsui, Y., Ohira H., Yuasa, A., Yamamoto, H., Ohkawa, K., Magara, Y., (2001). Attachment strength of an adhesive nuisance mussel, *Limnoperna fortunei*, against water flow. Biofouling, 17(4): 263-274.
- Nalepa, T.F., Hartson, D.J., Fanslow, D.L., Lang, G.A. y Lozano, S.J. (1998). Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980-1993. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55(11): 2402-2413.
- Narosky, T. e Yzurieta, D. (2003). Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires, 347 pp.
- O'Farrell, I. (1994). Comparative analysis of the phytoplankton of fifteen lowland fluvial systems of the River Plate Basin (Argentina). Hydrobiologia, 289: 109-117.
- Ogawa, K., Nakatsugawa, T. y Yasuzaki, I.M. (2004). Heavy metacercarial infections of cyprinid fishes in Uji River. Fisheries Science, 70: 132-140.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ohkawa, K., Ichimiya, K., Nishida, A., Yamamoto, H. (2001). Synthesis and surface chemical properties of adhesive protein of the Asian freshwater mussel *Limnoperna fortunei*. *Macromolecular Bioscience*, 1(9): 376-386.
- Ohkawa, K., Nishida, A., Honma, R., Matsui, Y., Nagaya, K., Yuasa, A. y Yamamoto, H. (1999 a). Studies on fouling of the freshwater mussel *Limnoperna fortunei* and its antifouling on low-energy surfaces. *Biofouling*, 13: 337-350.
- Ohkawa, K., Nishida, A., Ichimiya, K., Matsui, Y., Nagaya, K., Yuasa, A., Yamamoto, H. (1999 b). Purification and characterization of a Dopa-Containing Protein from the Foot of the Asian Freshwater Mussel, *Limnoperna fortunei*. *Biofouling*, 14(3): 181-188.
- Pace, M.L., Findlay, S.E.G. y Fischer, D. (1998). Effects of an invasive bivalve on the zooplankton community of the Hudson River. *Freshwater Biology*, 39(1): 103.
- Padilla, D.K., Chotkowski, M.A. y Buchan L.A.J. (1996). Predicting the spread of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) to inland waters using boater movement patterns. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5(6): 353-359.
- Paolucci, E., Cataldo, D., Fuentes, C. y Boltovskoy, D. (2005). Larvas de *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) en la alimentacion de larvas de peces en el río Paraná. Tercer Congreso Argentino de Limnología, Chascomús, 30 October 2 November 2005.
- Parera, A. (2002). Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. Editorial El Ateneo, Buenos Aires, 453 pp.
- Pastorino, G., Darrigran, G., Martin, S. y Lunaschi, L. (1993). *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1957) (Mytilidae) nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. *Neotropica*, 39: 101-102.
- Penchaszadeh, P.E., Darrigran, G., Angulo, C., Averbuj, A., Brogger, M., Dogliotti, A. y Pirez, N. (2000). Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the Rio de la Plata, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 19: 229-231.
- Perry, W.I., Lodge, D.M. y Lamberti, G.A. (1997). Impact of crayfish predation on exotic zebra mussels and native invertebrates in Lake-Outlet Stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 120-125.
- Phelps, H.L. (1994). The Asiatic Clam (*Corbicula fluminea*) Invasion and System-Level Ecological Change in the Potomac River Estuary near Washington, D. C. *Estuaries*, 17(3): 614-621.

## BIBLIOGRAFÍA

- Pimentel, D., Ed. (2002). Biological invasions. Economic and environmental costs of alien plant, animal and microbe species. CRC Press, Boca Raton, 369 pp.
- Poddubnyi, A.G. (1966). Adaptive response of *Rutilus rutilus* to variable environmental conditions. Trudy Instituta Bioogii. Vnutrennykh Vod, Akademiya Nauk SSSR 10, 131-138 (en ruso).
- Power, M.E. (1992). Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*, 73: 1675-1688.
- Quirós, R y Luchini L. (1983). Características limnológicas del embalse de Salto Grande III: Fitoplancton y su relación con parámetros ambientales. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 13: 19-66.
- Raikow, D. (2004). Food web interactions between larval bluegill (*Lepomis macrochirus*) and exotic zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 497-504.
- Raikow, D.F., Sarnelle, O., Wilson, A.E. y Hamilton, S.K. (2004). Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with exotic zebra mussels. *Limnology and Oceanography*, 49: 482-487.
- Reeders, H.H. y Bij de Vaate, A. (1990). Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management. *Hydrobiologia* 200/201: 437-450.
- Reeders, H.H., Bij de Vaate, A. y Noordhuis, R. (1993), Potential of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) for water quality management. En: *Zebra mussels biology, impact and control*. T. F. Nalepa y D.W. scholoesser Eds., Lewis Publishers, Boca Raton, p.: 439-451.
- Reeders, H.H., Bij deVaate, A. y Slim, F.J. (1989). The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. *Freshwater Biology* 22: 133-141.
- Renzi, M.A. (2002). Resumen sobre la evaluación y sugerencias de manejo para el efectivo de merluza sur de 41°S, año 2002. Informe Técnico Interno del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Argentina, pp. 1-12.
- Reynolds, C.S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. 384 pp.
- Ricciardi, A. (1998). Global Range Expansion of the Asian Mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): Another Fouling Threat to Freshwater Systems, McGill University. *Biofouling*, 13(2): 97-106.



## BIBLIOGRAFÍA

- Ricciardi, A. y Rasmussen, J.B. (1998). Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 55: 1759-1765.
- Ricciardi, A., Whoriskey, F.G. y Rasmussen, J.B. (1997). The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 1-13.
- Riisgård, H.U. (2001). On measurement of filtration rates in bivalves —the stony road to reliable data: review and interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 211: 275–291.
- Robinson, C.T., Tockner, K., y Ward, J.V. (2002). The fauna of dynamic riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47: 661–677.
- Rodríguez, E.M. y Dezi, R.E. (1987). Análisis de la composición del peso vivo en machos de *Uca uruguayensis* y *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Branchyura). *Physis* 45(108): 31-32.
- Ross, T.K. y Lima, G.M. (1994). Measures of allometric growth: The relationship of shell length, shell height, and volume to ash-free dry weight in the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* Pallas and the quagga mussel, *Dreissena bugensis* Andrusov. *Proceedings of The Fourth International Zebra Mussel Conference, Madison, Wisconsin, March 1994*, pp: 611-623.
- Ruetz, C.R., Newman, R.M. y Vondracek, B. (2002). Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders and leaf breakdown. *Oecologia*, 132: 307–315.
- Ryder, R.A. y Pesendorfer, J. (1989). Large rivers are more than flowing lakes: a comparative review. En: *Proceedings of the International Large River Symposium* (Ed. D.P. Dodge), *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106, pp. 65-85.
- Schloesser D.W., Bij de Vaate, A. y Zimmerman, A. (1994). A bibliography of “*Dreissena polymorpha* in European and Russian waters: 1964-1993”. *Journal of Shellfish Research*, 13(1): 243-261.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal Physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press, Cambridge. 624 pp.
- Segade, M.E., Collm, N.S., Viau, V.E., Dorado, J., Medesani, D.A. y Rodríguez, E.M., (2003). Tasa metabólica de *Limnoperna fortunei*, en función del peso corporal y la temperatura de aclimatación. I Jornadas de Ciencias Naturales del NOA, VIII Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral. Salta 24, 25 y 26 de septiembre de 2003.

## BIBLIOGRAFÍA

- Silver Botts, P., Patterson, B.A., Schloesser, D.W. (1996). Zebra Mussel Effects on Benthic Invertebrates: Physical or Biotic?. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(2): 179-184.
- Silverman, H., Nichols, S.J., Cherry, J.S., Achberger, E., Lynn, J.W. y Dietz, T.H. (1997). Clearance of laboratory-cultured bacteria by freshwater bivalves: differences between lentic and lotic unionids. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1857-1866.
- Smit, H. y van Heel, E.D. (1992). Methodical aspects of a simple allometric biomass determination o *Dreissena polymorpha* aggregations. En: *The zebra mussel Dreissena polymorpha*. *Limnologie aktuell*, Vol. 4. Neumann/Jenner (Eds.).
- Smit, H., bij de Vaate, A., Reeders, H.H., van Nes, E.H. y Noordhuis, R. (1993). Colonization, ecology, and positive aspects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in The Netherlands. En: *Zebra Mussel Biology, Impacts and Control* (Eds. T.E. Nalepa, D.W. Schloesser), Lewis Publishers, Boca Raton, FL., pp. 55-77.
- Sprung, M. (1987). Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 79: 69-86.
- Sprung, M. (1989). Field and laboratory observations of *Dreissena polymorpha* larvae. Abundance, growth, mortality) and food demands. *Archiv für Hydrobiologie*, 115: 537-561.
- Sprung, M. (1995). Physiological energetics of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in lakes. II. Food uptake and gross growth efficiency. *Hydrobiologia* 304: 133-146.
- Stewart, T.W., Miner, J.G. y Lowe, R.L. (1998 a). An experimental analysis of crayfish (*Orconectes rusticus*) effects on a *Dreissena*-dominated benthic macroinvertebrate community in western Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1043-1050.
- Stewart, T.W., Miner, J.G. y Lowe, R.L. (1998 b). Quantifying mechanisms for zebra mussel effects on benthic macroinvertebrates: organic matter production and shell-generated habitat. *Journal of the North American Benthological Society* Vol. 17, no. 1, pp. 81-94.
- Stewart, T.W., Miner, J.G. y Lowe, R.L. (1998 c). Macroinvertebrate communities on hard substrates in Western Lake Erie: structuring effects of *Dreissena*. *J. Great Lakes Res.* 24(4): 868-879.

## BIBLIOGRAFÍA

- Stewart, T.W., Miner, J.G. y Lowe, R.L. (1999). A field experiment to determine *Dreissena* and predator effects on zoobenthos in a nearshore, rocky habitat of western Lake Erie. *Journal of the North American Benthological Society*, 18: 488-498.
- Stewart, T.W., Shumaker, T.L., y Radzio, T.A. (2003). Linear and nonlinear effects of habitat structure on composition and abundance in the macroinvertebrate community of a large river. *American Midland Naturalist* 149: 293-305.
- Strayer, D.L. y Smith, L.C. (2001). The zoobenthos of the freshwater tidal Hudson river and its response to the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *Archiv für Hydrobiologie*, 139(1): 1-52.
- Strayer, D.L., Hattala, K.A. y Kahnle, A.W. (2004). Effects of an invasive bivalve (*Dreissena polymorpha*) on fish in the Hudson River estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 924-941.
- Strayer, D. L., Hunter, D.C., Smith, L. C. y Borg, C. K. (1994). Distribution, abundance, and roles of freshwater clams (Bivalvia, Unionidae) in the freshwater tidal Hudson River. *Freshwater Biology*, 31: 239-248.
- Strayer, D.L., Caraco, N.F., Cole, J.J., Findlay, S. y Pace, M.L. (1999). Transformation of freshwater ecosystems by bivalves. A case study of zebra mussels in the Hudson River. *Bioscience*, 49: 19-28.
- Sverlij, S.B., Espinach Ros, A. y Orti, G. (1993). Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros del sábalo (*Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847)). FAO Sinopsis sobre la Pesca 154, Roma.
- Sylvester, F., Boltovskoy, D. y Cataldo, D. (en prensa). Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Paraná river, South America. *Austral Ecology*.
- Sylvester, F., Dorado J., Boltovskoy D., Juárez A. y Cataldo D. (2005). Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia* 534, 71-80.
- Ten Winkel, E.H. y Davids, C. (1982). Food selection by *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca: Bivalvia). *Freshwater Biology* 12: 553-558.
- Thayer, S.A., Haas, R.C., Hunter, R.D. y Kushler, R.H. (1997). Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) effects on sediment, other zoobenthos, and the diet and growth of adult yellow perch (*Perca flavescens*) in pond enclosures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 1903-1915.

## BIBLIOGRAFÍA

- Thorp, J.H. y Casper, A.F. (2003). Importance of biotic interactions in large rivers: an experiment with planktivorous fish, dreissenid mussels and zooplankton in the St. Lawrence River. *River Research and Applications*, 19: 265–279.
- Thorp, J.H., Delong, M. y Casper, A.F. (1998 b). In situ experiments on predatory regulation of a bivalve mollusc (*Dreissena polymorpha*) in the Mississippi and Ohio Rivers. *Freshwater Biology*, 39: 649-661.
- Thorp, J.H., Alexander, J., Bukaveckas, B., Jr, Cobbs, G. y Bresko, K. (1998 a). Responses of Ohio River and Lake Erie dreissenid mollusc populations to changes in temperature and turbidity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 220–229.
- Thronsen, J., (1978). Preservation and storage. In *Phytoplankton manual* (A. Sounia Ed.) UNESCO Press, Paris. pp.69-74.
- Uryu, K., Iwasaki, K., Hinoue, M. (1996). Laboratory experiments on behaviour and movement of a freshwater mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker). *Journal of Molluscan studies*, 62:327-341.
- US Geographical Survey (2005). The zebra mussel page, non-indigenous aquatic species program (NAS): <http://nas.er.usgs.gov/taxgroup/mollusks/zebramusel/>
- Vanderploeg, H.A., Liebig, J.R., Carmichael, W.W., Agy, M.A., Johengen, T.H., Fahnenstiel, G.L. y Nalepa, T.F. (2001). Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic *Microcystis* blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 1208-1221.
- Villar, C., Mercado, L., Rodrigues Capítulo, A., Bonetto, C. (1997). Presencia del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) en el bajo Paraná. *Gayana Zoología*, 61: 87-96.
- Villar, C., Stripeikis, J., D’Huicque, L., Tudino, M., Troccoli, O. y Bonetto, C. (1999). Cd, Cu and Zn concentrations in sediments and the invasive bivalves *Limnoperna fortunei* and *Corbicula fluminea* at the Río de la Plata basin, Argentina. *Hydrobiologia*, 416: 41-49.
- Villela, I.V., de Oliveira, I.M., da Silva, J. Pêgas Henriques, J.A. (2006). DNA damage and repair in haemolymph cells of golden mussel (*Limnoperna fortunei*) exposed to environmental contaminants. *Mutation Research*, 605: 78-86.
- Von Rückert, G., Souza Campos, M.D.C. y Rolla, M.E. (2004). Alimentação de *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857): taxas de filtração com ênfase ao uso de Cyanobacteria. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 26f(4): 421-429.

## BIBLIOGRAFÍA

- Walne, P.R., (1972). The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 52: 345-374.
- Way, C.M., Hornbach, D.J., Miller-Way, C.A., Payne, B.S. y Miller, A.C. (1990). Dynamics of filter feeding in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). *Canadian Journal of Zoology* 68: 115-120.
- Werner, S., Mortl, M., Bauer, H.G. y Rothhaupt, K.O. (2005). Strong impact of wintering waterbirds on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations at Lake Constance, Germany. *Freshwater Biology*, 50: 1412-1426.
- Williams, C.J. y McMaho, R.F. (1989). Annual variation of tissue biomass and carbon and nitrogen content in the freshwater bivalve *Corbicula fluminea* relative to downstream dispersal. *Can. J. Zool.*, 67: 82-90.
- Williamson, M. (1996). *Biological Invasions*. Chapman y Hall, London, 256 pp.
- Wittenberg, R. y Cock, M.J.W. (2001). *Invasive alien species. How to address one of the greatest threats to biodiversity: A toolkit of best prevention and management practices*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, 215 pp.
- Zihon-Lukanina, E.A., Alimov, A.F. y Sanina, L.V. (1990). Filtering activity and nutrition. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 219:141-152 (in Russian).

## **Apéndice**

APÉNDICE

**Tabla A1-1.** Datos crudos de las mediciones de talla (mm) y peso seco total, seco de la valva sola, seco de tejidos y peso vivo (g) realizadas a 138 individuos representativos de las tallas entre 2 y 30 mm. \*: por debajo del límite de medición de la balanza.

Talla (mm)	Pesos (g)				Talla (mm)	Pesos (g)			
	seco total	seco valva	seco tejidos	vivo		seco total	seco valva	seco tejidos	vivo
2.50	0.0009	0.0006	0.0003	0.0014	8.00	0.0161	0.0136	0.0025	0.0388
2.50	0.0006	*	*	0.0013	8.00	0.0228	0.0191	0.0037	0.0518
2.50	0.0006	0.0007	*	0.001	8.10	0.0133	0.0113	0.0020	0.0348
2.80	0.0006	0.0006	0.0000	0.0015	8.10	0.0262	0.0215	0.0047	0.0576
3.10	0.0009	*	*	0.0018	8.10	0.0173	0.0139	0.0034	0.0398
3.20	0.0013	0.0010	0.0003	0.0027	8.20	0.017	0.0141	0.0029	0.0474
3.30	0.0017	0.0015	0.0002	0.0034	8.40	0.0212	0.0172	0.0040	0.0469
3.30	0.0012	0.0011	0.0001	0.0032	8.40	0.0266	0.0221	0.0045	0.0573
3.40	0.0012	0.0007	0.0005	0.0023	8.80	0.0434	0.0359	0.0075	0.0917
3.60	0.0019	0.0017	0.0002	0.0029	9.00	0.0288	0.0246	0.0042	0.0598
3.70	0.0018	0.0014	0.0004	0.0034	9.20	0.0237	0.0196	0.0041	0.059
3.90	0.0021	0.0019	0.0002	0.0047	9.50	0.0363	0.0305	0.0058	0.0798
4.50	0.0029	0.0024	0.0005	0.0055	10.47	0.0349	0.0274	0.0075	0.0922
4.60	0.0032	0.0026	0.0006	0.0073	10.51	0.0472	0.038	0.0092	0.119
4.70	0.0032	0.0026	0.0006	0.0072	10.82	0.0569	0.0462	0.0107	0.1405
4.80	0.0032	0.0026	0.0006	0.0082	11.30	0.0498	0.0408	0.0090	0.1314
5.10	0.0036	0.0029	0.0007	0.008	11.34	0.0614	0.0512	0.0102	0.1612
5.10	0.005	0.0039	0.0011	0.0115	11.40	0.0514	0.0438	0.0076	0.1279
5.20	0.0052	0.0041	0.0011	0.0102	11.47	0.0681	0.0567	0.0114	0.1706
5.80	0.0065	0.0055	0.0010	0.0172	11.59	0.0691	0.057	0.0121	0.1668
5.90	0.0082	0.0065	0.0017	0.0194	11.65	0.0669	0.0545	0.0124	0.1654
6.10	0.0105	0.0091	0.0014	0.0223	11.73	0.0613	0.0465	0.0148	0.165
6.30	0.0078	0.0058	0.0020	0.0162	11.98	0.0809	0.0638	0.0171	0.1873
6.40	0.0101	0.0086	0.0015	0.0252	12.06	0.0603	0.0461	0.0142	0.1633
6.50	0.0108	0.009	0.0018	0.0251	12.25	0.0717	0.0593	0.0124	0.1861
6.60	0.0091	0.0077	0.0014	0.0234	12.32	0.0657	0.0497	0.0160	0.1727
6.70	0.0113	0.0092	0.0021	0.0271	12.42	0.0641	0.0527	0.0114	0.1616
7.00	0.017	0.0147	0.0023	0.0367	12.49	0.0817	0.0682	0.0135	0.2042
7.20	0.0128	0.0106	0.0022	0.0339	12.59	0.1170	0.0964	0.0206	0.2864
7.40	0.0179	0.0143	0.0036	0.0412	12.76	0.0805	0.0672	0.0133	0.2083
7.50	0.0145	0.0112	0.0033	0.0353	13.35	0.0841	0.0691	0.0150	0.2225
7.60	0.0167	0.0137	0.0030	0.0364	13.67	0.0784	0.0700	0.0084	0.2147
7.80	0.0166	0.0141	0.0025	0.0385	13.71	0.0973	0.0751	0.0222	0.2617
					13.80	0.0743	0.0577	0.0166	0.214
					13.93	0.0987	0.0789	0.0198	0.2641

APÉNDICE

Tabla A1-1. Continuación.

Talla (mm)	Pesos (g)				Talla (mm)	Pesos (g)			
	seco total	seco valva	seco tejidos	vivo		seco total	seco valva	seco tejidos	vivo
14.96	0.1747	0.1547	0.0200	0.4147	22.03	0.3464	0.3154	0.0310	1.0739
14.97	0.1206	0.0933	0.0273	0.3423	22.04	0.3810	0.3188	0.0622	0.9461
15.24	0.1029	0.0805	0.0224	0.2933	22.14	0.3965	0.3412	0.0553	0.9943
15.34	0.1287	0.1141	0.0146	0.3329	22.23	0.4153	0.3870	0.0283	1.1824
15.34	0.1432	0.1173	0.0259	0.3542	22.36	0.3639	0.3512	0.0127	1.0765
15.45	0.1143	0.0875	0.0268	0.3314	22.98	0.4373	0.3834	0.0539	1.0783
15.76	0.1431	0.1115	0.0316	0.3884	23.18	0.3846	0.3324	0.0522	1.0455
16.00	0.1216	0.0936	0.0280	0.3657	23.32	0.3671	0.3310	0.0361	1.1159
16.04	0.1528	0.1308	0.0220	0.4042	23.51	0.3481	0.2840	0.0641	0.9728
16.38	0.1611	0.1310	0.0301	0.3980	23.95	0.3487	0.2983	0.0504	1.1140
16.71	0.1545	0.1174	0.0371	0.4198	24.07	0.3852	0.3114	0.0738	1.0379
17.00	0.1718	0.1238	0.0480	0.4581	24.35	0.3573	0.3074	0.0499	1.0763
17.31	0.1797	0.1495	0.0302	0.5242	24.65	0.4529	0.4057	0.0472	1.3533
17.34	0.1541	0.1417	0.0124	0.4630	24.65	0.4165	0.3314	0.0851	1.1183
17.36	0.1676	0.1313	0.0363	0.4304	24.73	0.3934	0.3228	0.0706	1.0883
17.40	0.1719	0.1357	0.0362	0.5061	24.98	0.3742	0.3104	0.0638	1.1045
17.41	0.2302	0.1933	0.0369	0.5200	25.02	0.5977	0.5120	0.0857	1.5704
17.61	0.2263	0.1851	0.0412	0.5687	25.13	0.5430	0.4749	0.0681	1.4759
18.12	0.2365	0.2048	0.0317	0.5502	25.39	0.4545	0.3929	0.0616	1.3387
18.12	0.1422	0.1332	0.0090	0.4897	26.15	0.5075	0.4318	0.0757	1.4653
18.20	0.1741	0.1455	0.0286	0.4887	26.17	0.5522	0.4723	0.0799	1.4708
18.28	0.2561	0.2277	0.0284	0.5804	26.22	0.5478	0.4923	0.0555	1.6178
18.67	0.2161	0.1949	0.0212	0.5761	26.48	0.4548	0.3936	0.0612	1.2162
18.76	0.2309	0.1896	0.0413	0.6701	26.50	0.6536	0.5747	0.0789	1.6031
18.95	0.1868	0.1528	0.0340	0.5813	26.51	0.6214	0.5324	0.0890	1.6714
19.07	0.2328	0.1922	0.0406	0.6893	26.54	0.5268	0.4285	0.0983	1.3991
19.15	0.2007	0.1898	0.0109	0.5952	26.93	0.6502	0.5874	0.0628	1.6537
19.52	0.3235	0.2889	0.0346	0.8909	27.29	0.5609	0.4645	0.0964	1.4334
19.78	0.3431	0.2945	0.0486	0.8820	27.50	0.5717	0.5150	0.0567	1.5747
20.52	0.3198	0.2540	0.0658	0.8939	27.65	0.7292	0.6001	0.1291	1.7075
20.76	0.3663	0.3221	0.0442	0.9867	28.26	0.4844	0.3967	0.0877	1.2915
20.88	0.3694	0.3101	0.0593	0.9197	29.83	0.7388	0.6107	0.1281	1.7196
20.94	0.4593	0.3980	0.0613	0.1391					
20.99	0.2397	0.2001	0.0396	0.7179					
21.32	0.3717	0.2862	0.0855	0.8165					
21.42	0.2791	0.2602	0.0189	0.7982					
21.69	0.3402	0.2895	0.0507	0.9420					
21.85	0.5032	0.4441	0.0591	1.1951					



**Tabla A2-1.** Duración total (T total), tiempo que los mejillones estuvieron abiertos (T filtrando), porcentaje del tiempo total en que estuvieron abiertos (% filtrando) y tiempo que los mejillones tardaron en abrirse por primera vez (T en abrir) para cada experimento de filtración y en promedio para todos. Tiempos en min. Cada organismo corresponde a un experimento, salvo las dos primeras réplicas del tratamiento 15 mm, 25°C que se hicieron con dos individuos cada una; se indica con la misma letra (a,b) los individuos que estuvieron en una misma cámara experimental y que son parte de la misma réplica.

	15°C				20°C				25°C			
	T total	T filtrando	% filtrando	T en abrir	T total	T filtrando	% filtrando	T en abrir	T total	T filtrando	% filtrando	T en abrir
15 mm	32.0	29.7	92.8%	2.3	31.0	30.0	96.8%	1.0	33.0 <sup>a</sup>	30.0 <sup>a</sup>	90.9% <sup>a</sup>	3.0 <sup>a</sup>
	31.0	31.0	100.0%	0.0	31.0	31.0	100.0%	0.0	33.0 <sup>a</sup>	29.0 <sup>a</sup>	87.9% <sup>a</sup>	4.0 <sup>a</sup>
	31.5	31.5	100.0%	0.0	31.0	28.0	90.3%	1.0	32.0 <sup>b</sup>	29.0 <sup>b</sup>	90.6% <sup>b</sup>	3.0 <sup>b</sup>
	31.0	31.0	100.0%	0.0	31.5	31.5	100.0%	0.0	32.0 <sup>b</sup>	27.0 <sup>b</sup>	84.4% <sup>b</sup>	5.0 <sup>b</sup>
	31.5	27.5	87.3%	4.5	31.0	29.0	93.5%	2.0	32.5	30.5	93.8%	2.0
	31.5	29.5	93.7%	2.0	31.0	27.5	88.7%	3.0	32.0	32.0	100.0%	0.0
	31.0	30.8	99.4%	0.2	31.3	30.8	98.4%	0.5				
	31.0	31.0	100.0%	0.0	34.0	33.7	99.1%	0.3				
	31.0	30.3	97.7%	0.7	31.0	31.0	100.0%	0.0				
	31.0	27.3	88.1%	3.7	31.5	30.0	95.2%	1.5				
23 mm	31.0	30.5	98.4%	0.5	31.0	30.0	96.8%	0.3	32.0	26.0	81.3%	1.0
	32.5	23.7	72.9%	8.0	31.0	26.0	83.9%	4.0	32.0	32.0	100.0%	0.0
	31.5	31.0	98.4%	0.5	31.0	31.0	100.0%	0.0	33.5	33.5	100.0%	0.0
	32.2	32.2	100.0%	1.0	31.0	30.0	96.8%	1.0	32.0	32.0	100.0%	0.0
	31.0	31.0	100.0%	0.0	32.0	32.0	100.0%	0.0	32.0	32.0	100.0%	0.0
	31.0	30.5	98.4%	0.5	31.3	30.8	98.4%	0.5	32.0	32.0	100.0%	0.0
	32.5	32.0	98.5%	0.5	31.5	29.5	93.7%	2.0	32.0	31.0	96.9%	1.0
	36.5	35.5	97.3%	1.0	32.0	32.0	100.0%	0.0	22.0	22.0	100.0%	0.0
	31.0	31.0	100.0%	0.0	32.7	30.0	91.7%	0.7	33.0	32.5	98.5%	0.5
	31.5	31.5	100.0%	0.0	31.0	30.0	96.8%	0.0	31.0	28.0	90.3%	3.0
				Promedios totales								
				T		%						
				T total	filtrando	filtrando	T en abrir					
				30.2	31.6	95.4%	1.3					

APÉNDICE

**Tabla A2-2.** Peso (seco total (PS total), seco de tejidos blandos (PS tej) y vivo (P vivo), en g) y talla (largo máximo (L), en mm) de todos los individuos experimentales, promedios de cada tratamiento y promedio general de todos los datos. El peso vivo se estimó a partir de la talla mediante una ecuación de regresión (ver Cap. 1). Cada organismo corresponde a un experimento, salvo las dos primeras réplicas del tratamiento 15 mm, 25°C que se hicieron con dos individuos; para estas réplicas los valores de peso y talla que se muestran son el promedio de los dos individuos (indicado con \*). Promedios indicados en letra negrita.

	15 mm				23 mm			
	PS total	PS tej	P vivo	L	PS total	PS tej	P vivo	L
15°C	0.101	0.008	0.358	14.31	0.345	0.020	1.079	23.66
	0.100	0.009	0.422	15.19	0.340	0.020	1.038	23.29
	0.128	0.011	0.465	15.69	0.423	0.026	1.058	23.47
	0.111	0.009	0.477	15.82	0.307	0.029	0.991	22.85
	0.090	0.008	0.362	14.37	0.297	0.029	0.948	22.43
	0.104	0.009	0.427	15.25	0.331	0.030	1.055	23.45
	0.115	0.011	0.405	14.97	0.241	0.018	0.893	21.86
	0.087	0.008	0.349	14.17	0.233	0.019	0.923	22.17
	0.087	0.009	0.367	14.44	0.303	0.022	0.960	22.55
	0.084	0.006	0.415	15.10	0.248	0.024	0.888	21.80
	<b>0.101</b>	<b>0.009</b>	<b>0.405</b>	<b>14.93</b>	<b>0.307</b>	<b>0.024</b>	<b>0.983</b>	<b>22.75</b>
20°C	0.074	0.007	0.435	15.34	0.241	0.021	0.893	21.86
	0.095	0.006	0.351	14.20	0.313	0.017	0.943	22.38
					0.194	0.012	0.951	22.46
	0.078	0.006	0.443	15.44	0.242	0.019	1.083	23.70
	0.072	0.007	0.342	14.06	0.231	0.016	0.871	21.62
	0.117	0.006	0.464	15.68	0.295	0.017	0.918	22.12
	0.089	0.008	0.332	13.90	0.255	0.017	0.895	21.88
	0.086	0.006	0.495	16.00	0.306	0.021	0.986	22.80
	0.084	0.006	0.493	15.98	0.277	0.022	1.019	23.12
	0.100	0.007	0.489	15.94	0.267	0.021	0.973	22.68
	<b>0.088</b>	<b>0.007</b>	<b>0.427</b>	<b>15.17</b>	<b>0.262</b>	<b>0.018</b>	<b>0.953</b>	<b>22.46</b>
25°C	0.125 *	0.015 *	0.401 *	14.92 *	0.268	0.014	0.992	22.86
	0.112 *	0.010 *	0.385 *	14.70 *	0.256	0.023	0.903	21.96
	0.088	0.009	0.364	14.40	0.272	0.016	0.945	22.40
	0.091	0.010	0.332	13.90	0.330	0.022	0.867	21.58
					0.332	0.015	1.000	22.94
					0.308	0.013	1.061	23.50
					0.361	0.039	0.935	22.30
					0.259	0.018	0.886	21.78
					0.393	0.031	1.035	23.26
					0.343	0.021	1.111	23.94
	<b>0.104</b>	<b>0.011</b>	<b>0.371</b>	<b>14.48</b>	<b>0.312</b>	<b>0.021</b>	<b>0.973</b>	<b>22.65</b>
Promedios generales	<b>0.096</b>	<b>0.008</b>	<b>0.408</b>	<b>14.95</b>	<b>0.294</b>	<b>0.021</b>	<b>0.970</b>	<b>22.62</b>

**Tabla A2-3.** Recuentos algales en las cámaras experimentales: concentraciones iniciales (Ci), iniciales corregidas por crecimiento en los controles (Cic) y finales (Cf), en cel. ml<sup>-1</sup>; Valores de las tasas de filtración individuales (FI, en ml ind<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>), expresadas en función del peso seco de tejidos blados (FPStej, en ml mg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>), seco total (FPStot) y vivo total (FPvivo), y del largo máximo de la valva (FT, en ml cm<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>). FI 15 y FI 23 indican las tasas de filtración individuales que corresponderían a individuos que hubieran sido exactamente de las tallas nominales (i.e., 15 y 23 mm, respectivamente). Las dos primeras réplicas del tratamiento 15 mm, 25°C se hicieron con dos individuos, y las tasas que se indican en estos casos son promedios pesados según el tiempo de filtración (indicado con \*). Promedios para cada tratamiento indicados en letra negra.

	15 mm									23 mm								
	Ci	Cic	Cf	FI	FI 15	FPStej	FPStot	FPvivo	FT	Ci	Cic	Cf	FI	FI 23	FPStej	FPStot	FPvivo	FT
15	6656	6713	5540	159	166	20.4	1.58	0.44	111	6907	7132	6732	46	45	2.37	0.13	0.04	19
	7850	8106	6531	170	168	19.6	1.71	0.40	112	6769	6677	4567	393	388	19.63	1.16	0.38	169
	6399	6453	5306	153	146	13.8	1.19	0.33	97	8127	8392	5996	264	259	10.17	0.62	0.25	113
	7201	7435	5886	186	176	20.0	1.68	0.39	118	7215	7117	5929	141	142	4.86	0.46	0.14	62
	5705	5753	5101	107	112	13.9	1.19	0.30	75	7486	7730	4112	501	514	17.46	1.69	0.53	223
	7399	7461	5869	203	199	22.0	1.94	0.47	133	7904	8162	5484	318	312	10.56	0.96	0.30	136
	7659	7909	7044	91	92	8.3	0.79	0.23	61	7791	7685	6811	93	98	5.29	0.39	0.10	43
	8041	8303	6372	208	220	26.3	2.38	0.60	147	7695	7590	6684	87	90	4.56	0.37	0.09	39
	7751	7816	6578	140	146	15.6	1.62	0.38	97	7485	7728	5101	330	337	15.00	1.09	0.34	146
	7642	7891	7002	109	108	19.0	1.29	0.26	72	7225	7126	5483	210	222	8.62	0.85	0.24	96
			<b>153</b>	<b>153</b>	<b>17.90</b>	<b>1.54</b>	<b>0.38</b>	<b>102</b>				<b>238</b>	<b>241</b>	<b>9.85</b>	<b>0.77</b>	<b>0.24</b>	<b>105</b>	
20	7146	7198	6319	107	104	15.0	1.45	0.25	69	9368	9587	6341	334	352	16.15	1.39	0.37	153
	9625	9894	8416	126	133	22.5	1.32	0.36	89	7145	7196	6696	68	69	4.05	0.22	0.07	30
	9037	9290	6944	222	216	37.7	2.86	0.50	144	9145	9359	8304	93	95	7.81	0.48	0.10	41
	9457	9525	8361	108	116	16.7	1.51	0.32	77	9233	9300	7277	197	191	10.17	0.81	0.18	83
	9016	9269	8233	105	100	16.6	0.89	0.23	67	9342	9561	6521	294	313	18.28	1.28	0.34	136
	9260	9326	7085	180	194	22.5	2.03	0.54	130	8459	8520	6440	219	227	12.65	0.74	0.24	99
	9097	9351	7469	160	150	25.5	1.87	0.32	100	8933	9142	6684	259	272	15.31	1.02	0.29	118
	9450	9518	8394	98	92	15.8	1.16	0.20	61	9889	9961	6587	315	318	14.72	1.03	0.32	138
	9153	9409	8239	107	100	15.4	1.06	0.22	67	9459	9680	6374	344	342	15.55	1.24	0.34	149
				<b>135</b>	<b>134</b>	<b>20.85</b>	<b>1.57</b>	<b>0.33</b>	<b>89</b>				<b>246</b>	<b>252</b>	<b>13.06</b>	<b>0.95</b>	<b>0.26</b>	<b>110</b>
25	8514	8857	4023	331 *	333 *	21.9 *	2.64 *	0.82 *	222 *	7221	7600	6337	170	171	12.05	0.63	0.17	74
	6874	7151	4501	201 *	205 *	20.0 *	1.79 *	0.52 *	136 *	7455	7847	4203	476	498	20.41	1.86	0.53	217
	7944	8264	5521	324	337	35.6	3.69	0.89	225	6563	6907	4731	279	286	17.76	1.03	0.29	124
	9479	9860	5981	386	417	40.3	4.25	1.16	278	6801	7158	4648	325	346	14.50	0.98	0.37	151
										6964	7330	5299	253	254	16.44	0.76	0.25	110
										7385	7773	4422	439	430	34.32	1.42	0.41	187
										7025	7394	5424	244	251	6,26	0,67	0,26	109
										7606	8005	5571	413	436	22.42	1.60	0.47	189
										8291	8726	4424	508	502	16.38	1.29	0.49	218
										7538	7933	5329	346	333	16.27	1.01	0.31	145
			<b>310</b>	<b>323</b>	<b>29.45</b>	<b>3.09</b>	<b>0.85</b>	<b>215</b>				<b>345</b>	<b>351</b>	<b>17.68</b>	<b>1.13</b>	<b>0.36</b>	<b>152</b>	

APÉNDICE

**Tabla A2-4.** Experimentos realizados para obtener estimaciones de la tasa de filtración a diferentes tiempos: determinaciones de la concentración de algas a 10, 20, 30 y 40 min (para cada experimento y cada tiempo se hicieron dos o, cuando fue necesario porque los resultados diferían mucho, tres determinaciones); estimaciones de la tasa de filtración a los diferentes tiempos para cada experimento; error de la media ( $t_{n-1,0.95} \cdot S / (\bar{X} \sqrt{n})$ ) de las estimaciones de cada experimento, y error promedio de los cuatro experimentos. Se usó un sólo mejillón para cada experimento.

Tiempo (min)	Determinaciones	Concentración de algas (cel. ml <sup>-1</sup> )			
		Experimento 1	Experimento 2	Experimento 3	Experimento 4
0	a	8226	7247	7257	7705
	b	6445	7730	6616	7593
	Promedio	7336	7489	6936	7649
10	a	6366	6353	6204	7172
	b	5950	6587	6244	7519
	Promedio	6158	6470	6224	7345
20	a	5118	5792	4299	8140
	b	4421	5374	5603	7859
	c	4587		5846	6822
	Promedio	4709	5583	5249	7607
30	a	3232	5008	5312	6743
	b	3206	5200	4680	6500
	c	4401			
	Promedio	3613	5104	4996	6622
40	a	3579	4378	4059	6277
	b	3969	3550	4393	6567
	c	3616	4015	3679	
	Promedio	3721	3981	4043	6422

Tiempo (min)	Tasa de filtración (ml ind <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )			
	Experimento 1	Experimento 2	Experimento 3	Experimento 4
10	430	358	264	98
20	534	353	333	(*)
30	562	303	258	113
40	396	367	311	99
Promedio (DE)	480 (80)	346 (29)	291 (37)	104 (8)
Error de la media (%)	18%	9%	13%	11%
Promedio	13%			

APÉNDICE

**Tabla A2-5.** Resultados de las pruebas de los supuestos del Anova para las variables tasa de filtración por peso seco de tejido (transformada por  $Ln$ ;  $Ln$  FPStej), tasa de filtración individual (FI), por peso seco total (FPStot), peso vivo total (FPvivo) y por talla (FT). Las FI son las correspondiente a individuos de exactamente las tallas nominales, y no se indica los valores de  $p$  porque los supuestos no se cumplen.

	Homocedacia $p$ (Bartlett)	Normalidad $p$ (Shapiro-Wilk)					
		15°C		20°C		25°C	
		15 mm	23 mm	15 mm	23 mm	15 mm	23 mm
$Ln$ FPStej	0.098	0.254	0.661	0.071	0.011	0.297	0.371
FI							
FPStot	0.126	0.913	0.748	0.304	0.361	0.823	0.823
Fpvivo	0.296	0.899	0.776	0.130	0.092	0.904	0.881
FT	0.126	0.856	0.959	0.849	0.072	0.597	0.681

APÉNDICE

**Tabla A2-6.** Resultados de los Anovas de dos factores para las tasas de filtración por peso seco de tejido, peso seco total, peso vivo y talla. Para las tasas por individuo se llevó a cabo una prueba no paramétrica por no cumplirse los supuestos del Anova. Cuando corresponde se presentan los resultados de los contrastes de efectos principales y/o simples.

**Tasa de filtración por peso seco de tejidos ( $L_n$ )**

Anova	SC	GL	CM	F	$p$
Temperatura	3.01	2	1.50	7.80	0.001
Talla	3.65	1	3.65	18.95	0.000
Temp x Talla	0.22	2	0.11	0.56	0.574
Error	8.86	46	0.19		

Contrastes						
Efectos principales ( $p$ planeados)						
	Temperatura				Talla	
	20°C		25°C		F	$p$
	F	$p$	F	$p$		
15°C	3.71	0.060	15.51	0.000	18.95	0.000
20°C			5.14	0.028		

Efectos simples ( $p$ de la prueba no planeada de Tukey)						
	15°C		20°C		25°C	
	23 mm	15 mm	23 mm	15 mm	23 mm	15 mm
15°C, 15 mm	0.006		0.976	0.490	0.408	1.000
15°C, 23 mm			0.001	0.358	0.000	0.003
20°C, 15 mm				0.154	0.775	0.998
20°C, 23 mm					0.025	0.352
25°C, 15 mm						0.560

APÉNDICE

Tabla A2-6. Continuación.

**Tasa de filtración por peso seco total**

Anova	SC	GL	CM	F	<i>p</i>
Temperatura	7.55	2	3.77	13.52	0.000
Talla	14.17	1	14.17	50.76	0.000
Temp x Talla	3.25	2	1.62	5.81	0.006
Error	12.84	46	0.28		

Contrastes

Efectos simples (*p* de la prueba no planeada de Tukey)

Temperatura y talla

	15°C		20°C		25°C	
	23 mm	15 mm	23 mm	15 mm	23 mm	23 mm
		mm	mm	mm	mm	mm
15°C, 15 mm	0.026	1.000	0.146	0.000	0.675	
15°C, 23 mm		0.022	0.976	0.000	0.560	
20°C, 15 mm			0.123	0.000	0.607	
20°C, 23 mm				0.000	0.932	
25°C, 15 mm					0.000	

APÉNDICE

Tabla A2-6. Continuación.

Tasa de filtración por peso vivo

Anova	SC	GL	CM	F	<i>p</i>
Temperatura	0.812	2	0.406	21.670	0.000
Talla	0.611	1	0.611	32.578	0.000
Temp x Talla	0.323	2	0.162	8.620	0.001
Error	0.862	46	0.019		

Contrastes

Efectos simples (*p* de la prueba no planeada de Tukey)

Temperatura y talla

	15°C		20°C		25°C	
	23	15	23	15	23	
	mm	mm	mm	mm	mm	
15°C, 15 mm	0.235	0.952	0.373	0.000	1.000	
15°C, 23 mm		0.770	1.000	0.000	0.367	
20°C, 15 mm			0.897	0.000	0.987	
20°C, 23 mm				0.000	0.531	
25°C, 15 mm					0.000	



APÉNDICE

Tabla A2-6. Continuación.

**Tasa de filtración por talla**

Anova	SC	GL	CM	F	<i>p</i>
Temperatura	62 158	2	31 079	14.27	0.000
Talla	1619	1	1619	0.74	0.393
Temp x Talla	11 077	2	5539	2.54	0.090
Error	100 150	46	2177		

Contrastes				Efectos simples ( <i>p</i> de la prueba no planeada de Tukey)						
Efectos principales ( <i>p</i> planeados)				Temperatura y talla						
Temperatura				Temperatura y talla						
20°C		25°C		15°C	20°C		25°C			
F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	23 mm	15 mm	23 mm	15 mm	23 mm		
15°C	0.071	0.791	22.48	0.000	15°C, 15 mm	1.000	0.990	0.999	0.002	0.127
20°C			24.21	0.000	15°C, 23 mm		0.979	1.000	0.003	0.159
					20°C, 15 mm			0.932	0.001	0.037
					20°C, 23 mm				0.005	0.247
					25°C, 15 mm					0.321

**Tasa de filtración por individuo**

Kruskal-Wallis			
	n	Suma de rangos	<i>p</i>
Temperatura			
15°C	20	434	0.001
20°C	19	425	
25°C	13	519	
Talla			
15 mm	23	454	0.004
23 mm	29	924	

APÉNDICE

**Tabla A2-7.** Concentraciones iniciales (Ci) y finales (Cf; en cel. ml<sup>-1</sup>) y porcentaje de crecimiento algal en los vasos control de los experimentos de clareado. En letra negra se indican los promedios para cada temperatura experimental y el promedio total.

Experimentos	Ci	Cf	Crecimiento algal
15°C	7051	7266	3.04%
	7459	7358	-1.36%
	6882	7048	2.40%
	7494	7802	4.11%
			<b>2.05%</b>
20°C	7208	7428	3.04%
	9463	9312	-1.60%
	9160	9482	3.51%
	8609	8709	1.16%
			<b>1.53%</b>
25°C, 15 mm	8037	8361	4.03%
25°C, 23mm	7008	7241	3.32%
25°C, 23mm	6326	6780	7.17%
			<b>4.84%</b>
Promedio total			<b>2.62%</b>

**Tabla A2-8.** Coeficiente de variación de las determinaciones de las tasas de filtración individuales (FI), expresadas en función del peso seco de tejidos blados (FPStej), seco total (FPStot) y vivo total (FPvivo), y del largo máximo de la valva (FT) para cada tratamiento experimental y los promedios totales (en negra).

	FI 15 y 23		FPStej		FPStot		FPvivo		FT	
	15 mm	23 mm	15 mm	23 mm	15 mm	23 mm	15 mm	23 mm	15 mm	23 mm
15°C	26.8	62.3	28.4	59.8	29.0	60.5	28.8	62.3	26.8	62.3
20°C	33.3	41.1	35.4	33.9	38.4	40.4	38.1	41.7	33.3	41.1
25°C	27.2	31.4	34.0	34.4	35.4	33.9	31.0	33.3	27.2	31.4
Promedio	<b>37.0</b>		<b>37.6</b>		<b>39.6</b>		<b>39.2</b>		<b>37.0</b>	







Tabla A3-1. Continuación. Abundancias de mejillones en las jaulas desprotegidas y de larvas en el agua.

Talla (mm)	2002		2003						2004			
	19 dic	13 feb	7 abr	26 may	17 jul	31 ago	17 oct	23 dic	13 feb	23 mar	29 abr	15 jun
<1	16 212	3518	7772	5177	892	303	10 825	20 516	4924	4411	7930	2302
1-2	150	504	30	0	90	150	0	2884	1110	1120	330	90
2-3	0	324	120	0	240	0	56	112	2730	28	30	30
3-4	0	144	150	30	210	30	28	0	3420	672	150	120
4-5	0	144	240	0	300	0	84	0	3420	2100	300	120
5-6	0	144	330	30	360	60	0	0	2850	3976	540	240
6-7	0	0	270	0	150	0	84	0	2070	4928	450	180
7-8	0	144	210	30	210	0	56	0	840	4956	210	150
8-9	0	36	150	0	150	30	0	0	720	4592	480	270
9-10	0	0	0	30	300	60	56	0	120	3136	390	210
10-11	0	0	30	90	90	30	84	28	150	2240	480	270
11-12	0	0	0	60	60	0	84	28	60	1568	420	180
12-13	0	0	0	30	30	90	168	28	30	1568	360	0
13-14	0	0	0	0	0	30	168	28	90	336	180	60
14-15	0	36	30	0	0	0	84	0	60	560	60	60
15-16	0	0	0	0	0	0	84	28	0	308	0	0
16-17	0	0	0	0	0	30	28	0	90	224	30	0
17-18	0	0	0	0	0	0	56	0	60	280	60	0
18-19	0	0	0	0	0	0	0	0	150	308	30	0
19-20	0	0	0	0	0	0	0	0	210	140	0	0
20-21	0	0	0	0	0	0	0	56	60	196	0	0
21-22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	224	0	0
22-23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	56	0	0
23-24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	140	0	0
24-25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	0	0
25-26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	56	0	0
26-27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
larvas m <sup>-3</sup>	4150	143	9700	2050	150	575	4550	26 000	8500	14 300	12 500	118











APÉNDICE

**Tabla A3-3.** Contenido estomacal de peces capturados en cuatro pescas experimentales (02/03/1999: desembocadura del río Paraná Guazú; 03/05/2000: proximidades de la Isla Martín García; 27/08/1999: Paraná de las Palmas, cerca de su desembocadura en el Río de la Plata; 03/02/99: Río de la Plata Superior). Tomado de Cataldo *et al.* (2002). V: estómago vacío.

Especie	Nombre común	n	% de la captura	<i>Limnoperna fortunei</i>		<i>Corbicula fluminea</i>	
				Frecuencia de aparición	% en peso seco	Frecuencia de aparición	% en peso seco
<u>Fecha de muestreo: 03/02/1999</u>							
<i>Pterodoras granulosus</i>	Armado común	27	100	0	0	100	95.23
<u>Fecha de muestreo: 02/03/1999</u>							
<i>Pterodoras granulosus</i>	Armado común	22	25.6	100	44	405	0.4
<i>Leporinus obtusidens</i>	Boga	37	43	100	100	0	0
<i>Loricaria loricaria vetula</i>	Vieja, vieja de látigo	21	24.4	100	98	0	0
<i>Oxydoras kneri</i>	Armado chancho	1	1.2	100	100	0	0
<i>Pimelodus maculatus</i>	Bagre amarillo	1	1.2	100	100	0	0
<i>Luciopimelodus pati</i>	Pati	1	1.2	0	0	0	0
		<b>83</b>					
<u>Fecha de muestreo: 03/05/2000</u>							
<i>Pterodoras granulosus</i>	Armado común	2	1.1	100	0.1	100	96
<i>Leporinus obtusidens</i>	Boga	135	75.8	28.9	3.9	60.7	28.6
<i>Loricaria loricaria nudiventris</i>	Vieja, vieja del agua	2	1.1	50	0.4	100	49.4
<i>Loricaria loricaria vetula</i>	Vieja, vieja de látigo	6	3.4	0	0	0	0
<i>Loricaria loricaria commersoni</i>	Vieja, vieja del agua	3	1.7	0	0	0	0
<i>Hypostomus cordovae</i>	Vieja, vieja del agua	4	2.2	0	0	0	0
<i>Prochilodus lineatus</i>	Sábalo	14	7.9	0	0	0	0
<i>Raphiodon vulpinus</i>	Chafalote, machete	2	1.1	0	0	0	0
<i>Salminus maxilosus</i>	Dorado	2	1.1	0	0	0	0
<i>Oligosarcus oligolepis</i>	Dientudo común	1	0.6	v	v	v	v
<i>Lycengraulis grossidens</i>	Anchoa de río	1	0.6	v	v	v	v
<i>Hoplias malabaricus</i>	Tararira	1	0.6	v	v	v	v
		<b>177</b>					
<u>Fecha de muestreo: 27/08/1999</u>							
<i>Leporinus obtusidens</i>	Boga	29	67.4	v	v	v	v
<i>Hoplias malabaricus</i>	Tararira	1	2.3	v	v	v	v
<i>Pimelodus albicans</i>	Bagre blanco	1	2.3	v	v	v	v
<i>Pimelodus maculatus</i>	Bagre amarillo	4	9.3	v	v	v	v
<i>Luciopimelodus pati</i>	Pati	6	14	v	v	v	v
<i>Oligosarcus oligolepis</i>	Dientudo común	2	4.7	v	v	v	v
		<b>43</b>					

APÉNDICE

**Tabla A4-1.** Prueba de Tukey de no aditividad para la abundancia (fila superior) y la biomasa (fila inferior) de todos los grupos de invertebrados. Los *p* no significativos indican que no hay interacción entre el tipo de sustrato (con y sin *L. fortunei*) y el tiempo.

Taxon	F	<i>p</i>
Oligochaeta	6.42	0.127
	0.93	0.436
Chironomidae	0.93	0.437
	11.37	0.078
Hirudinea	-	-
Gasteropoda	1.21	0.386
	6.08	0.133
Rotifera	0.59	0.522
	0.42	0.582
Copepoda	9.83	0.088
	0.54	0.540
Nematoda	13	0.000
	725.33	0.246
	2.64	
Nauplii	0.65	0.504
	0.00	0.968
Turbellaria	19.65	0.047
	1.02	0.418
Insecta	-	-
Tardigrada	0.19	0.708
	8.91	0.096
Cladocera	0.41	0.589
	13.50	0.067
Tanaidacea	-	-
Ostracoda	2.15	0.280
	1.04	0.416
Hydracarina	-	-
Todos los grupos	3.55	0.200
	0.16	0.728
Todos los grupos	0.28	0.651
por m <sup>2</sup> de sustrato	0.38	0.603

## APÉNDICE

**Tabla A4-2.** Resultados de las pruebas de Tukey y de ANOVA para la biomasa de invertebrados por metro cuadrado de superficie disponible en áreas con y sin mejillones. (Para todos los grupos la prueba de Cochran, Hartley, Bartlett de homogeneidad de varianzas resultó no significativa. Para Gasteropoda y Copepoda fue necesario hacer una transformación Log (x+1)).

Taxon	Tukey		Anova	
	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
Oligochaeta	1.36	0.363	0.08	0.792
Chironomidae	0.32	0.630	2.62	0.204
Hirudinea	-	-	1.00	0.391
Gasteropoda (Log 10 (x+1))	3.13	0.219	0.01	0.932
Rotifera	0.43	0.578	2.18	0.237
Copepoda (Log 10 (x+1))	3.53	0.201	0.20	0.682
Nematoda	18.73	0.050	1.02	0.387
Nauplii	5.11	0.152	0.96	0.399
Todos los grupos dominantes por m <sup>2</sup> de sustrato	1.46	0.351	0.14	0.730

APÉNDICE

**Tabla A4-3.** Especies de Gasteropoda y Oligochaeta encontradas a lo largo del período experimental en áreas con (*L.f.*) y sin (*Sin L.f.*) *L. fortunei*. Para Oligochaeta sólo se identificaron especies en la muestra del 17/10/03, las casillas en blanco indican que no se dispone de información. Los números en negrita son los promedios de las filas.

		07/04/03	17/07/03	17/10/03	23/12/03	23/03/04	
<b>Gasteropoda</b>							
<i>Planorbidae spp.</i>	<i>L.f.</i>	49	74	205	85	514	<b>186</b>
	<i>Sin L.f.</i>	222	0	119	0		<b>85</b>
<i>Heleobia piscium</i>	<i>L.f.</i>	49	0	41	1576	1311	<b>595</b>
	<i>Sin L.f.</i>	0	0	0	200		<b>50</b>
Total Gasteropoda	<i>L.f.</i>	98	74	246	1661	1825	<b>781</b>
	<i>Sin L.f.</i>	222	0	119	200		<b>136</b>
<b>Oligochaeta</b>							
<i>Nais variabilis</i>	<i>L.f.</i>			52			
	<i>Sin L.f.</i>			0			
<i>Nais communis</i>	<i>L.f.</i>			48			
	<i>Sin L.f.</i>			15			
<i>Dero sawayai</i>	<i>L.f.</i>			24			
	<i>Sin L.f.</i>			3			
<i>Slavina evelinae</i>	<i>L.f.</i>			22			
	<i>Sin L.f.</i>			2			
<i>Pristina osborni</i>	<i>L.f.</i>			18			
	<i>Sin L.f.</i>			4			
<i>Dero nivea</i>	<i>L.f.</i>			18			
	<i>Sin L.f.</i>			0			
<i>Nais pardalis</i>	<i>L.f.</i>			8			
	<i>Sin L.f.</i>			19			
<i>Slavina isochoeta</i>	<i>L.f.</i>			6			
	<i>Sin L.f.</i>			5			
<i>Pristina aequiseta</i>	<i>L.f.</i>			2			
	<i>Sin L.f.</i>			0			
<i>Dero obtusa</i>	<i>L.f.</i>			0			
	<i>Sin L.f.</i>			8			
<i>Chaetogaster diaphanus</i>	<i>L.f.</i>			0			
	<i>Sin L.f.</i>			1			
Total Oligochaeta	<i>L.f.</i>			198			
	<i>Sin L.f.</i>			57			

## APÉNDICE

**Tabla A4-4.** Talla promedio (mm) de todos los grupos de invertebrados en áreas con (*L. f.*) y sin (*Sin L. f.*) mejillón dorado, y resultados de las pruebas de t para las diferencias entre las medias. Sólo se han incluido los grupos para los que se reportó individuos en ambos tipos de áreas. Para Rotífera no se dispone de datos de tamaños individuales.

Taxon	<i>L. f.</i>	<i>Sin L. f.</i>	<i>p</i> (dos colas)
Oligochaeta	0.959 ± 0.007	0.785 ± 0.019	0.000
Chironomidae	2.658 ± 0.118	1.580 ± 0.116	0.000
Gasteropoda	1.147 ± 0.061	0.504 ± 0.056	0.000
Copepoda	0.549 ± 0.003	0.516 ± 0.019	0.087
Turbellaria	0.630 ± 0.025	0.642 ± 0.043	0.800
Nematoda	0.950 ± 0.010	1.232 ± 0.048	0.000
Nauplii	0.145 ± 0.002	0.151 ± 0.008	0.446
Tardigrada	0.248 ± 0.006	0.249 ± 0.010	0.980
Cladocera	0.346 ± 0.010	0.373	-
Ostracoda	0.135 ± 0.005	0.160 ± 0.013	0.084

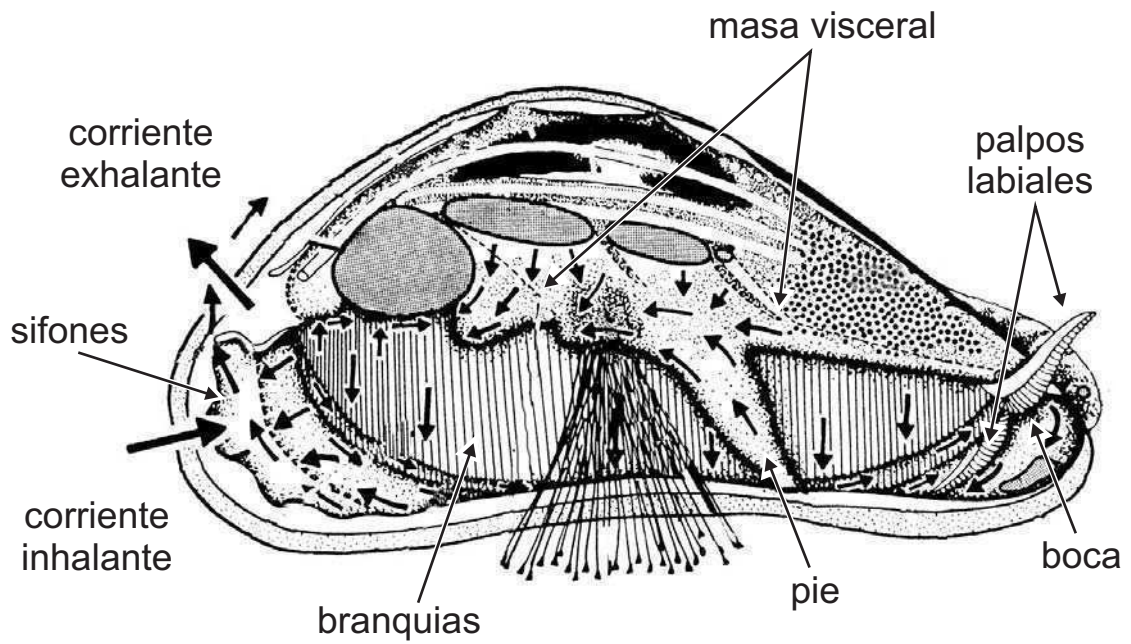


Fig. A2-1. Anatomía del aparato filtrador de *L. fortunei*, indicando las corrientes ciliares en las branquias, el pie, la masa visceral y el manto, así como las corrientes inhalante y exhalante. Se retiraron la valva, el manto y la semi-branquia derechos. Tomado de Morton (1973).



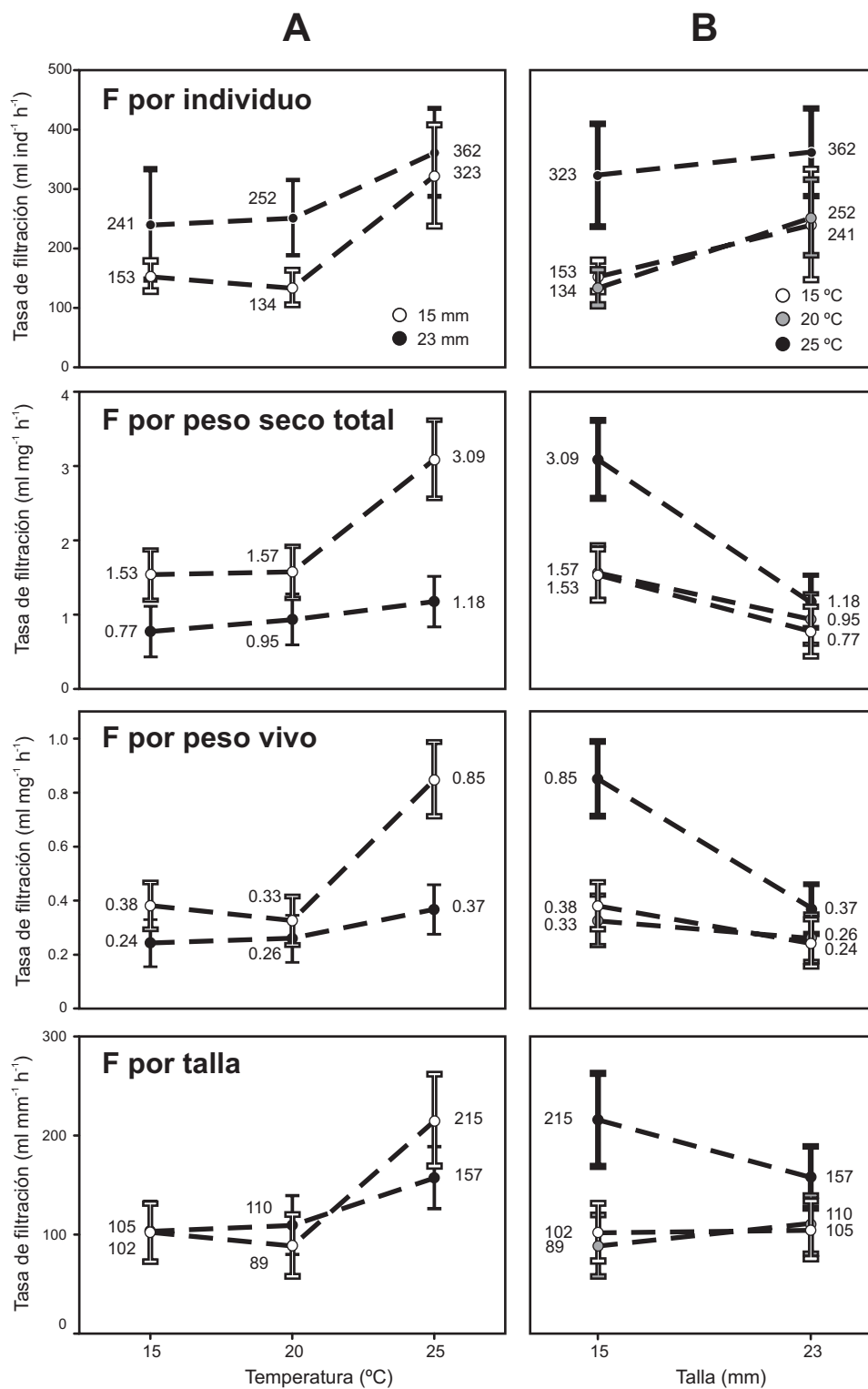


Fig. A2-2. Tasas de filtración por individuo, por mg de peso seco total, por mg de peso vivo y por mm, agrupadas en clases de talla y temperaturas experimentales, en función de la temperatura (A) y de la talla (B). Para cada tratamiento experimental se grafica el promedio y los intervalos de confianza (nivel de significación  $\alpha=0.05$ ).

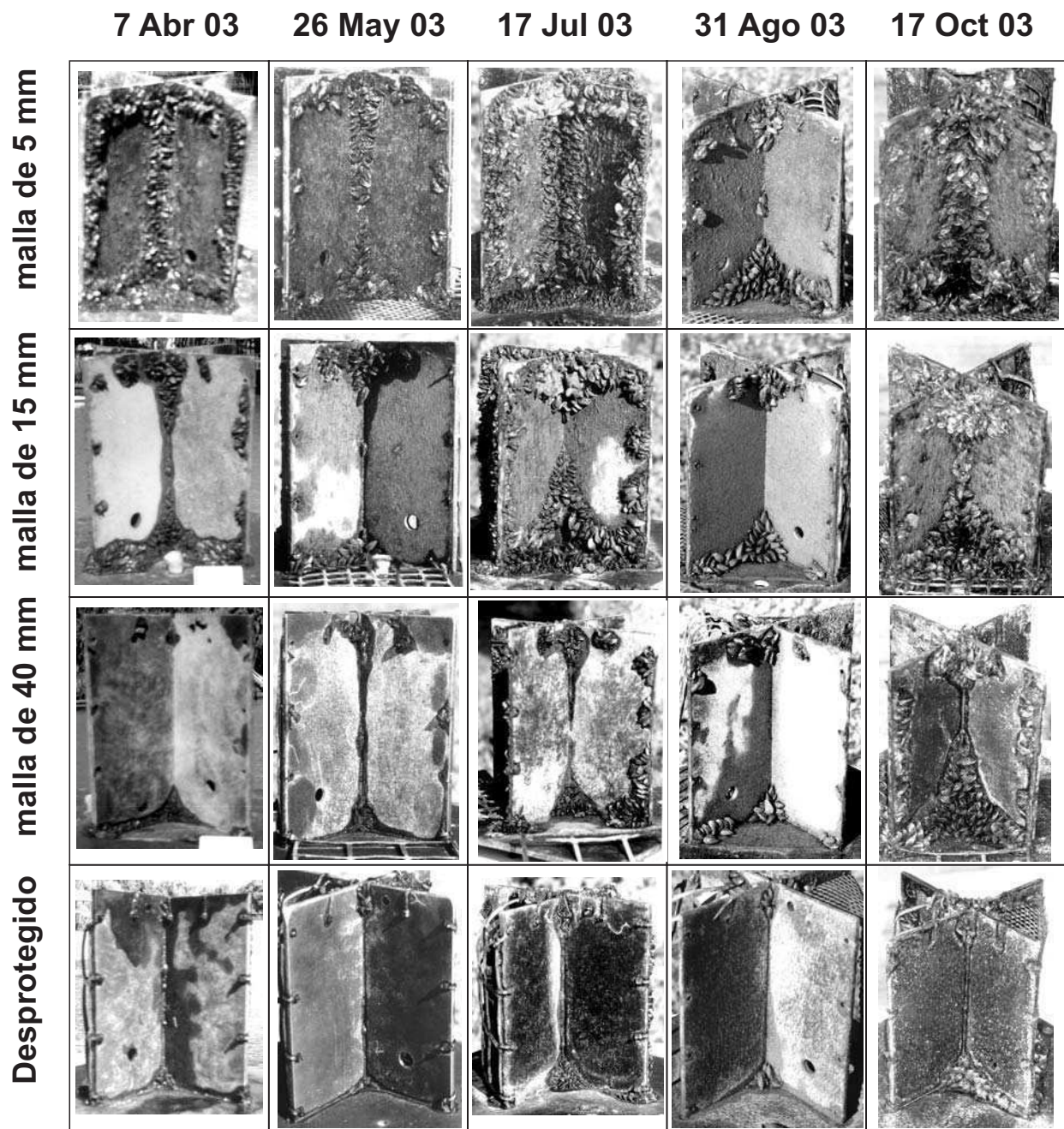


Fig. A3-1. Aspecto general de las jaulas experimentales después de 109 a 544 días de exposición a la colonización por *Limnoperna fortunei*. Para las dos primeras fechas de muestreo no se dispone de fotografías.



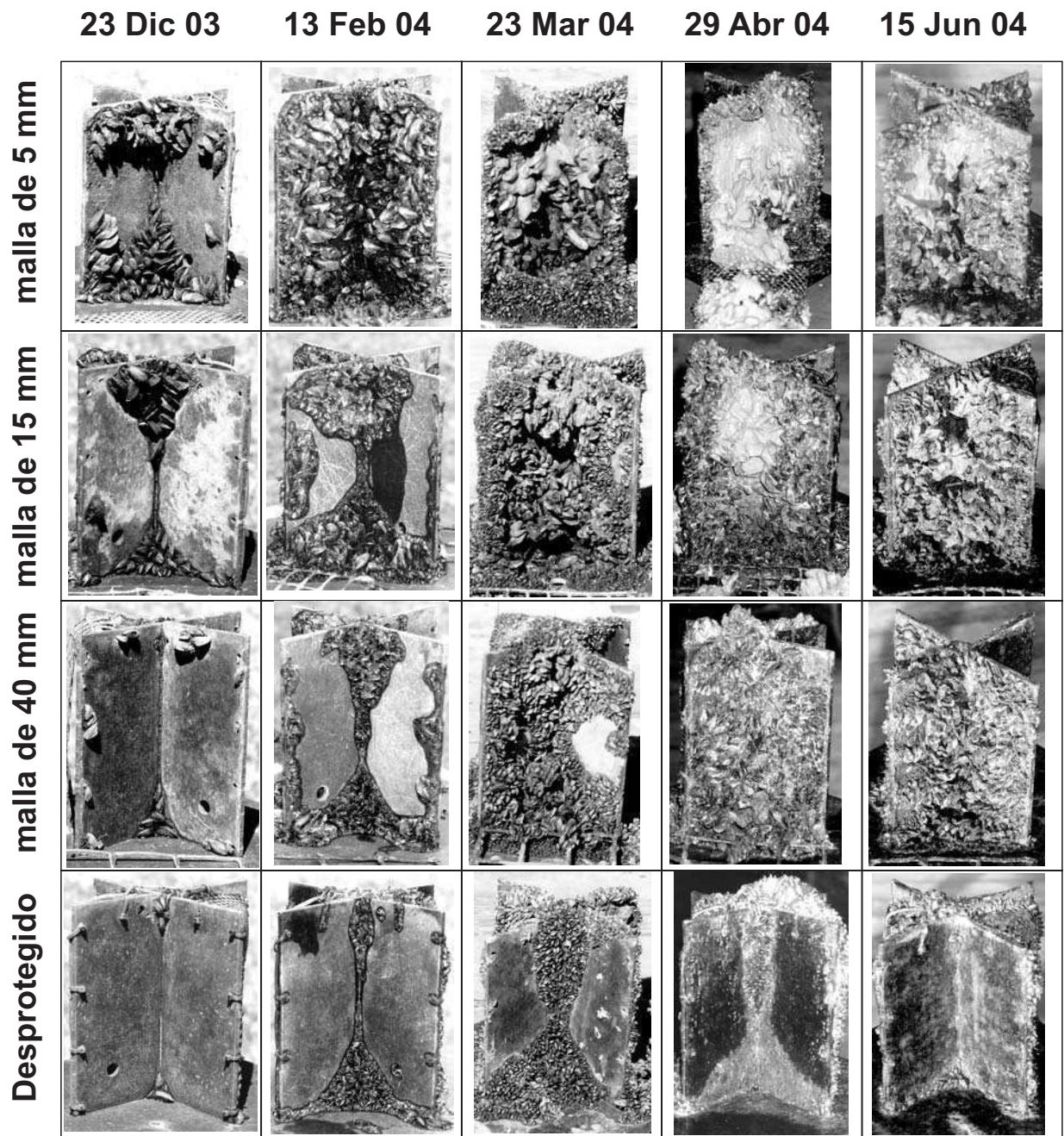


Fig. A3-1. *Continuación*



Fig. A3-2. Aspecto típico ampliado de una jaula abierta parcialmente colonizada por *L. fortunei*. Corresponde a la jaula del 23 de Diciembre de 2003 con malla de 5 mm de poro (retirada, en la parte inferior de la figura).

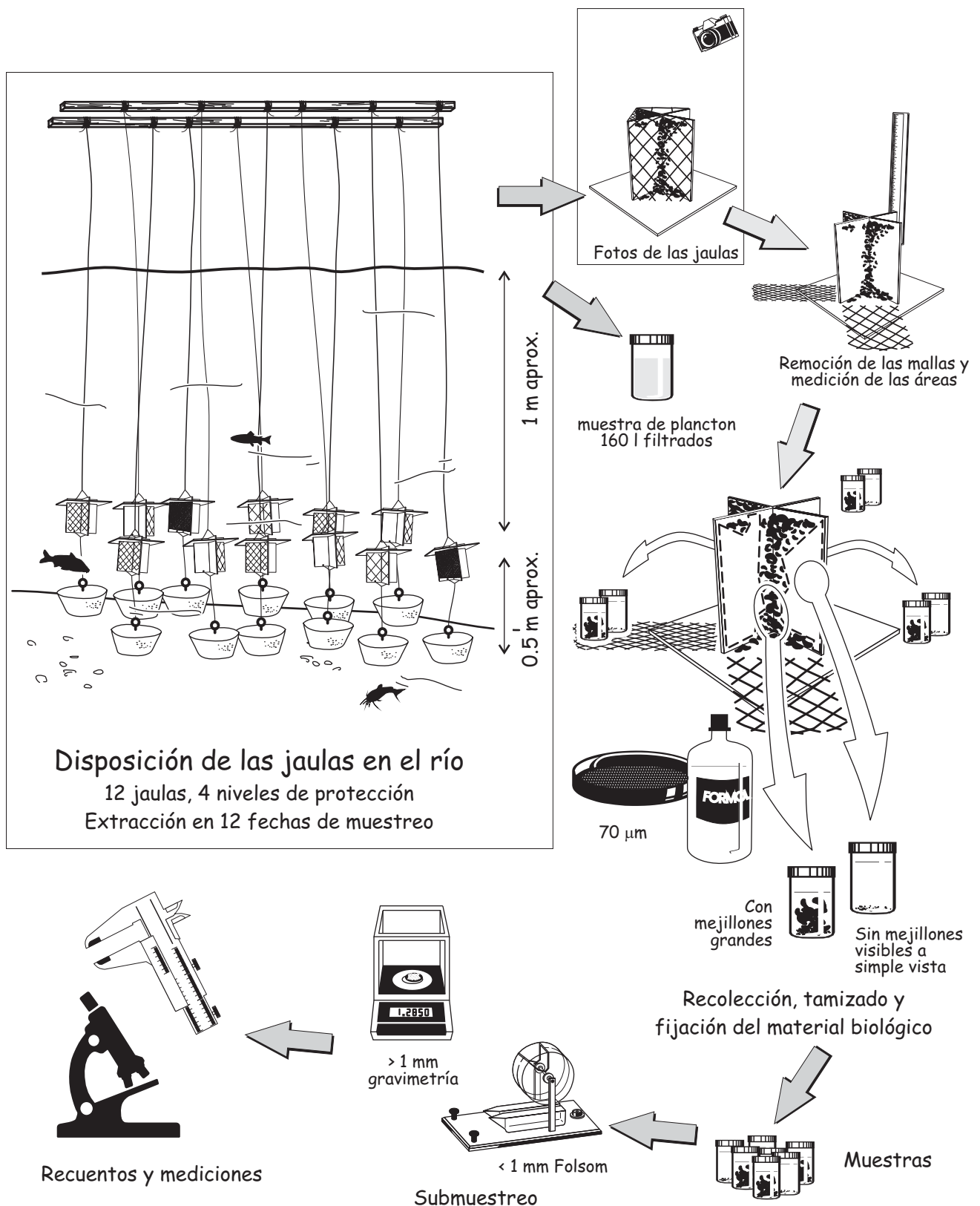


Fig. A3-3. Representación esquemática del diseño experimental y del procedimiento seguido para la obtención y el procesamiento de las muestras del experimento de campo de colonización de sustratos de PVC por *L. fortunei*.



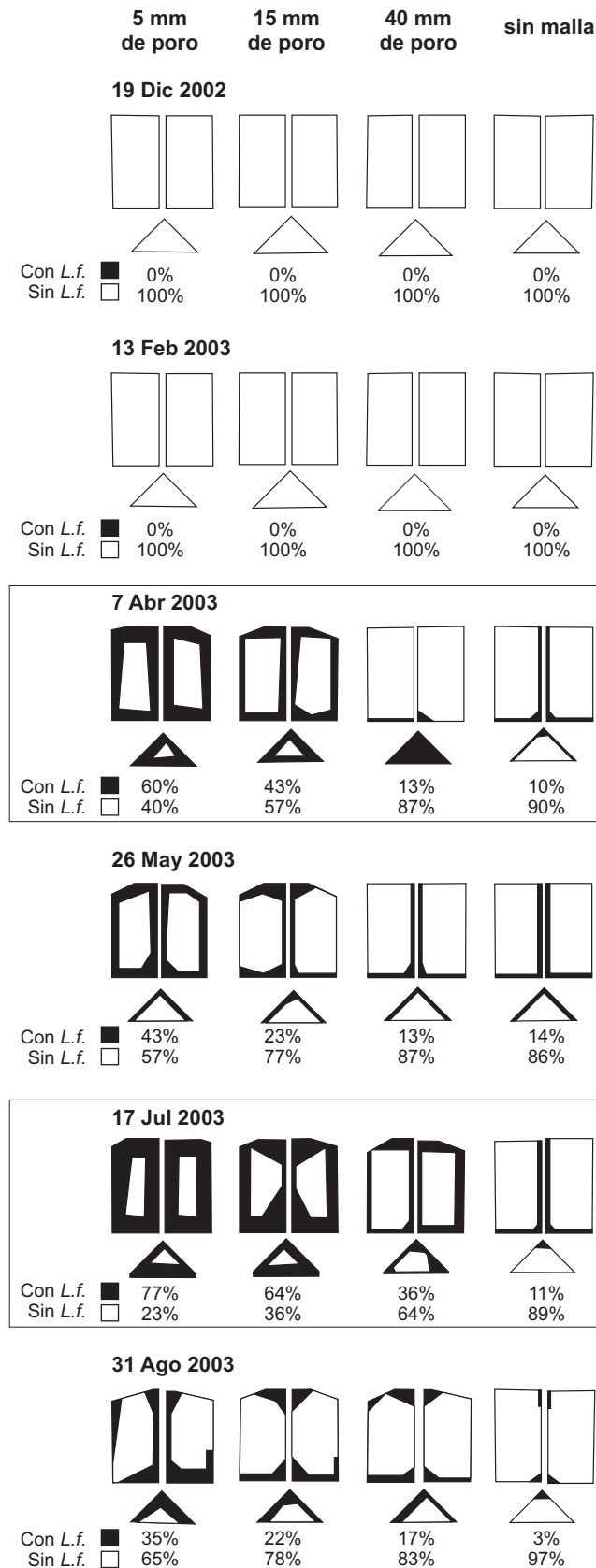


Fig. A4-1. Representación esquemática en planta de las cuatro jaulas de cada fecha de muestreo indicando las zonas colonizadas (■) y sin colonizar (□) por *L. fortunei* a lo largo del período experimental. Los números debajo de cada esquema indican el porcentaje de la superficie que ocupa cada zona. Se marca con un recuadro las fechas de muestreo que fueron utilizadas para el análisis de la fauna de invertebrados acompañantes. En las jaulas con malla protectora se representa exclusivamente la sección del sustrato cubierta por la misma, por lo que algunos de los esquemas no son totalmente rectangulares.

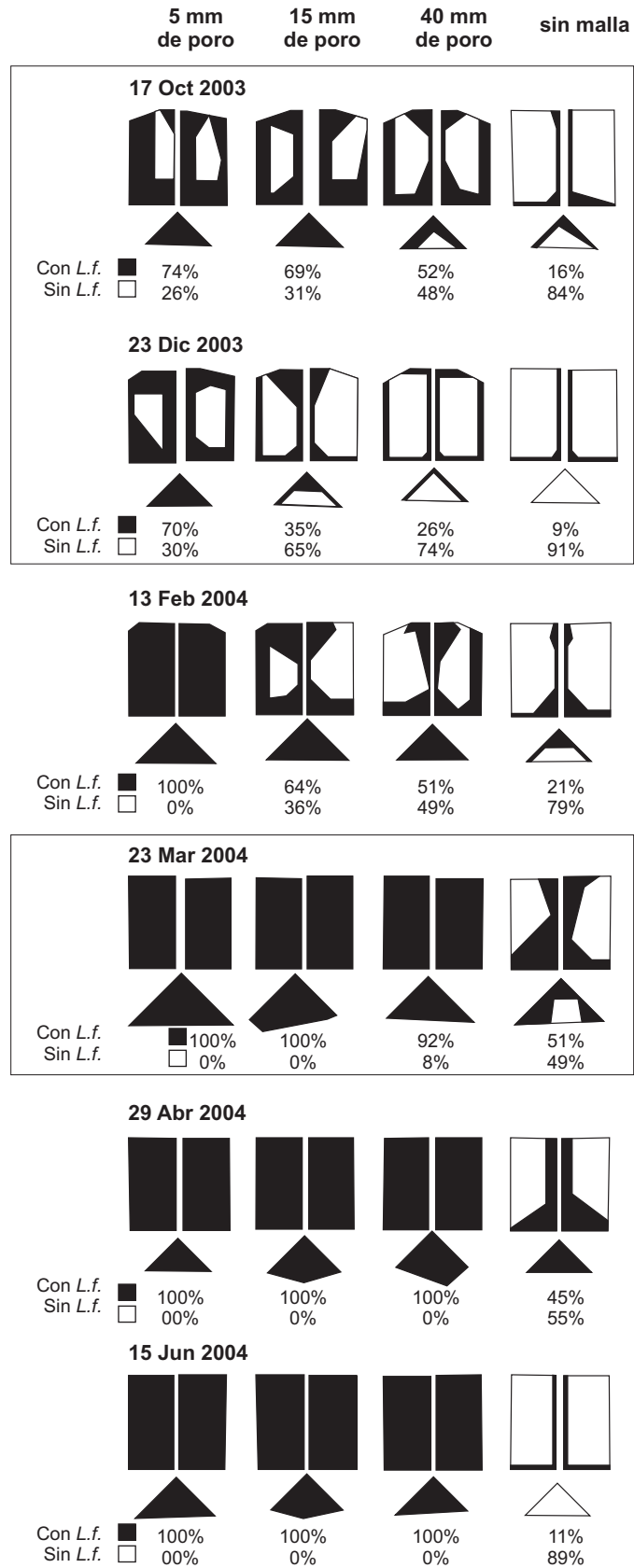


Fig. A4-1. *Continuación*

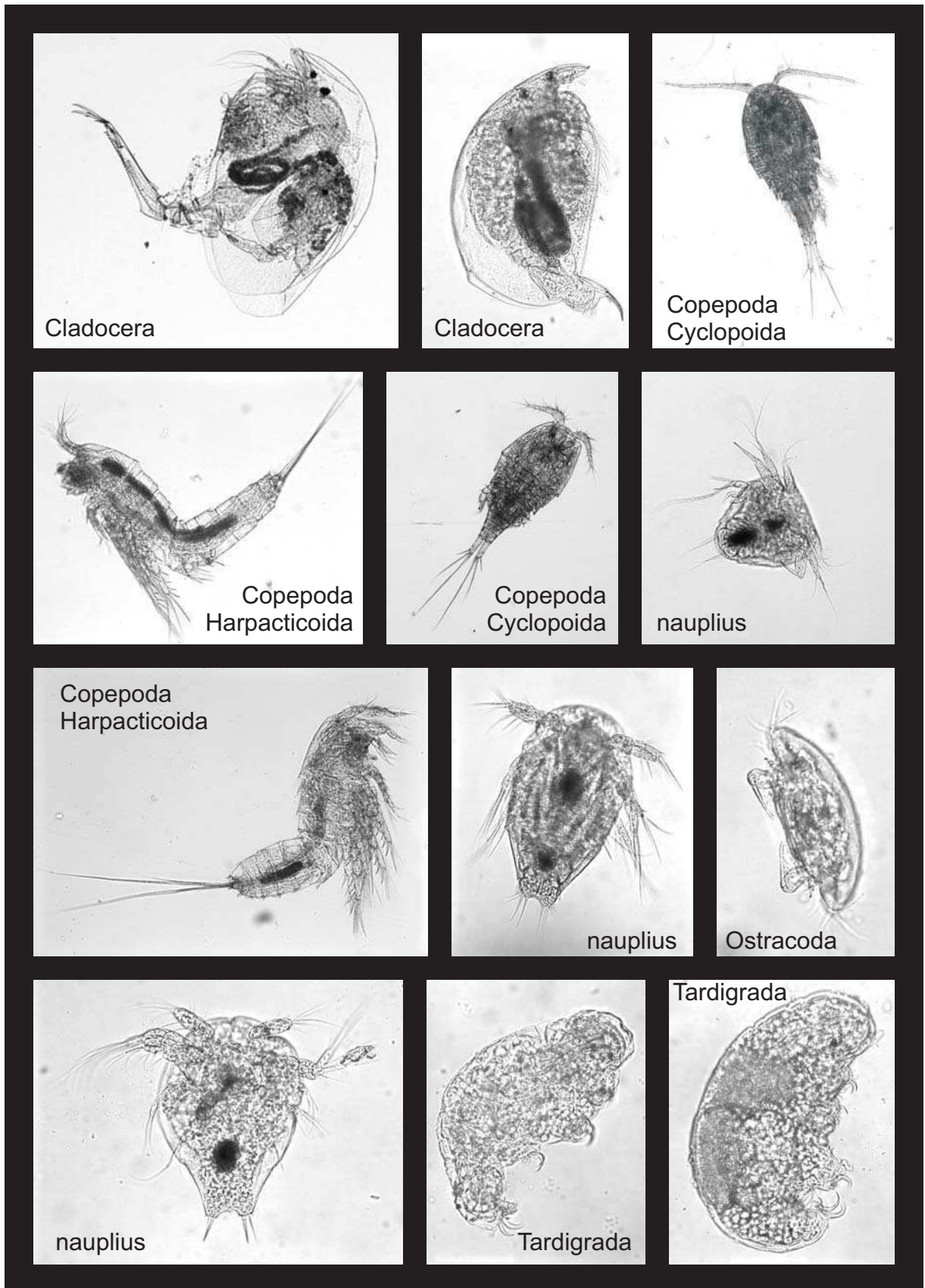


Fig. A4-2. Principales grupos de invertebrados encontrados en las jaulas protegidas con malla de 5 mm de poro. Las fotos no están a escala.



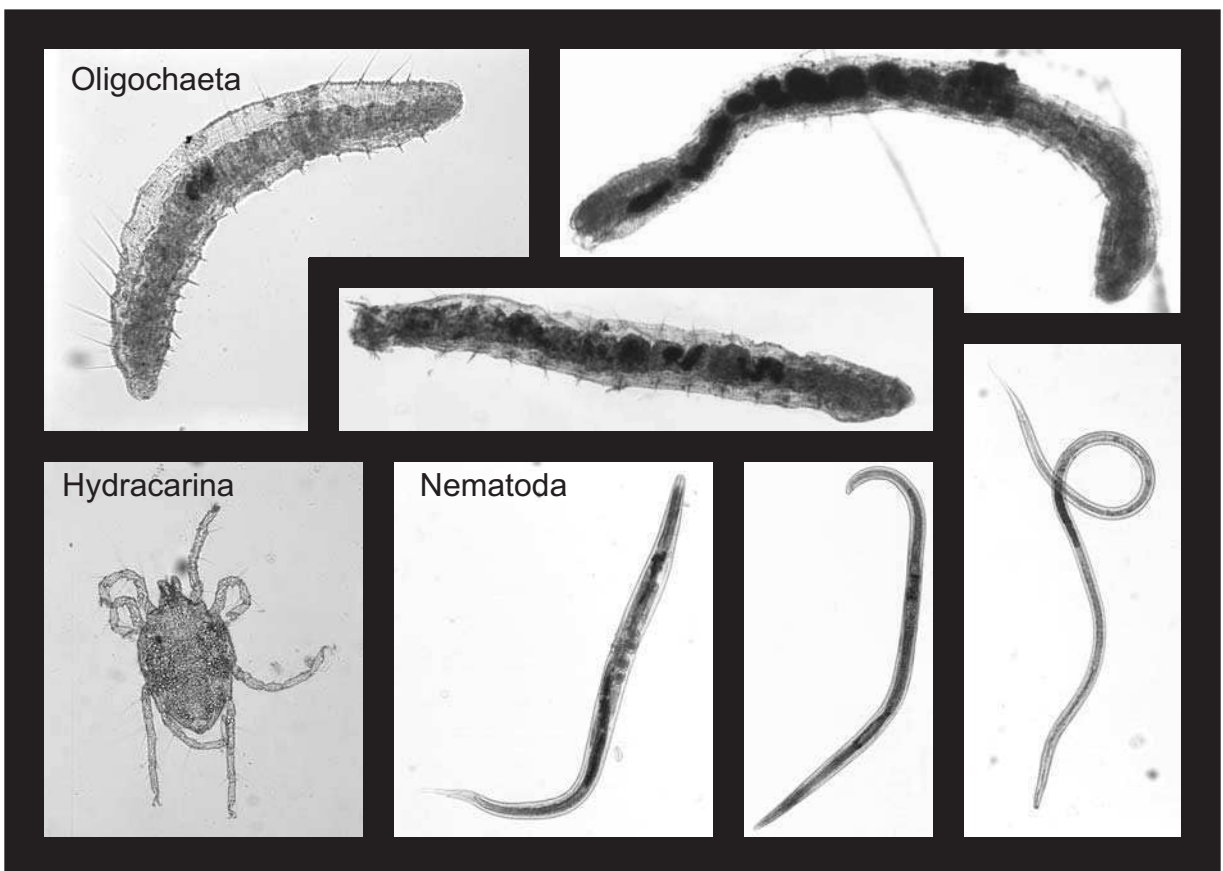
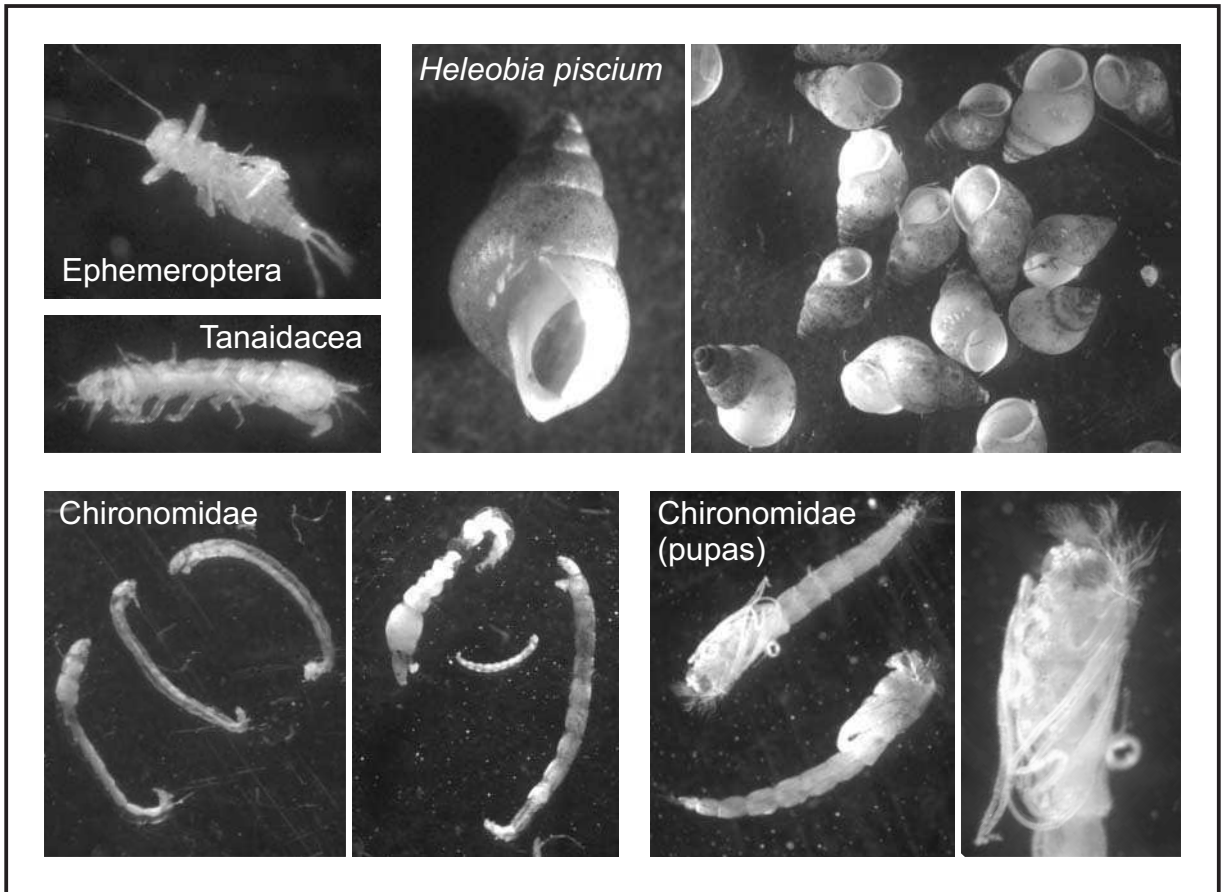


Fig. A4-2. Continuación.

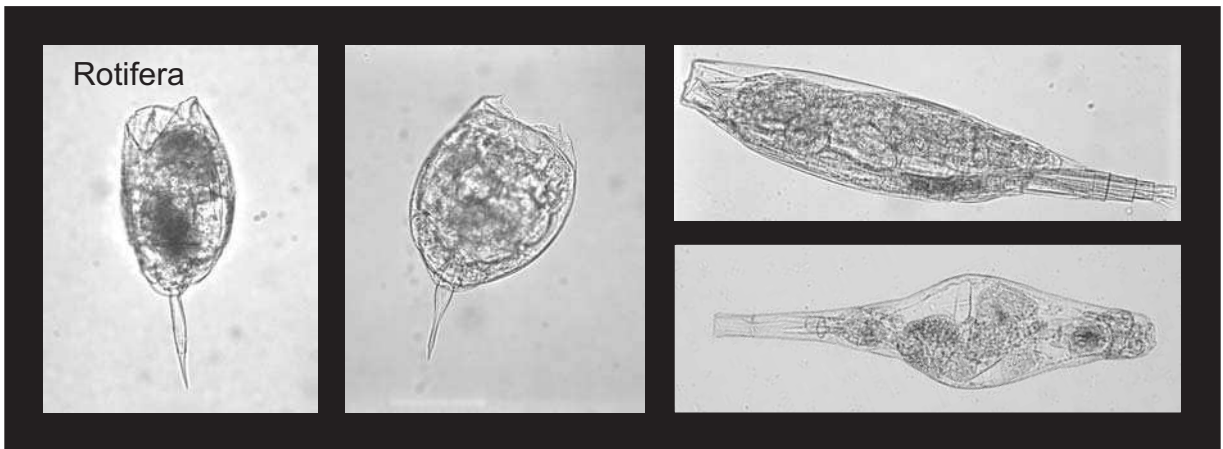
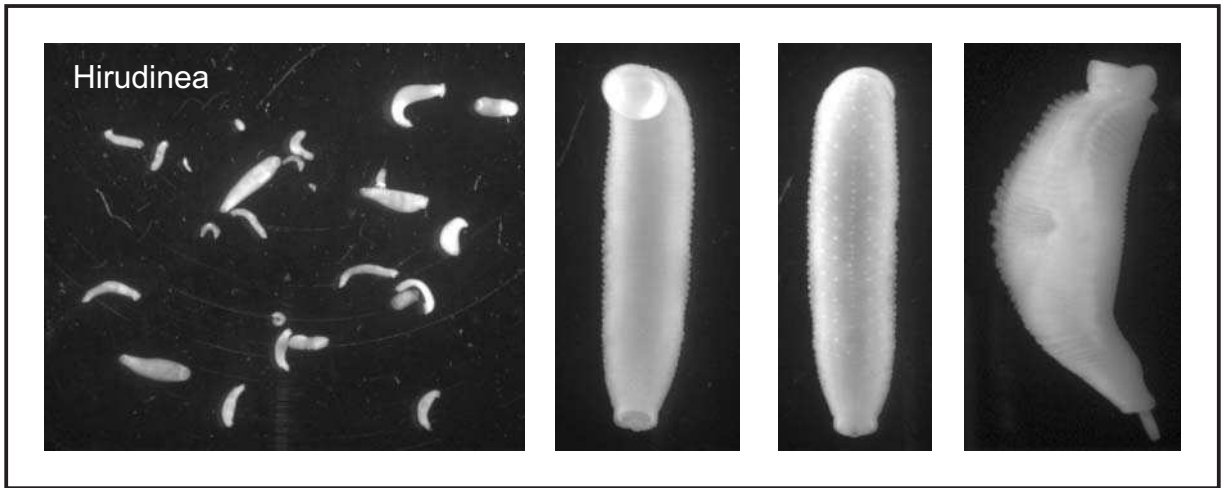


Fig. A4-2. *Continuación.*

## Créditos

Parte de los resultados del presente trabajo de tesis están publicados o aceptados para su publicación en revistas internacionales y capítulos de libros:

### Trabajos publicados (ver más adelante la primera hoja)

Sylvester, F., Boltovskoy, D. y Cataldo, D. (en prensa). Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Paraná river, South America. *Austral Ecology*.

Boltovskoy, D., Correa, N., Cataldo, D. y Sylvester, F. (2006). Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions*, 8: 947-963.

Sylvester, F., Dorado J., Boltovskoy D., Juárez A. y Cataldo D. (2005). Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia* 534, 71-80.

Sylvester, F., Cataldo, D. H. y Boltovskoy, D. (2006). Cap.: Tasas de clareado: ritmos e impacto. En: Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Editorial de la Universidad de la Plata. Cap. 8, pp. 129-139.

Cataldo, D. H., Sylvester, F. y Boltovskoy, D. (2005). Desarrollo larval y tasas de filtración. En: Invasores. Cap. 3. El mejillón dorado: estudios experimentales. Eudeba, Buenos Aires. Cap. 3, pp. 103-132.

### Trabajos enviados

Sylvester, F., Boltovskoy, D. y Cataldo, D. H. (enviado). The invasive bivalve *Limnoperna fortunei* promotes growth of benthic invertebrates in South American floodplain rivers.

## APÉNDICE

### **Cursos y materias aprobados para la carrera de Doctorado**

Biometría II (5 puntos)

La química del agua en las ciencias naturales (5 puntos)

Contaminación de sistemas acuáticos: evaluación y manejo (3 puntos)

Ictiología continental argentina (2 puntos)

Estadística no paramétrica (3 puntos)

Ecología, impacto y control de moluscos invasores de agua dulce: *Limnoperna fortunei* y *Corbicula fluminea* en Sudamérica (3 puntos)

TOTAL: 21 puntos

**Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Paraná river, South America**

Francisco Sylvester<sup>1,2</sup>, Demetrio Boltovskoy<sup>1,2,3</sup> and Daniel H. Cataldo<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, (C1428EHA) Buenos Aires, Argentina

<sup>2</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina

<sup>3</sup> Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina

**ABSTRACT**

Comparison of *Limnoperna fortunei* numbers and biomass in screened (5, 15 and 40 mm) and unscreened cages deployed for 18 months in the lower Paraná delta indicates that predators harvest 26 to 79% (numbers), or 20 to 85% (biomass) of the mussel population. Predation impact decreases with mussel size. On average, 6 kg of whole live mussel  $\times \text{m}^{-2} \times \text{year}^{-1}$  (0.36 g of dry mussel tissue  $\times \text{m}^{-2} \times \text{day}^{-1}$ ) were eliminated from the unscreened cages. Cages with 15 and 40 mm screens lost between 1 and 2 kg  $\times \text{m}^{-2} \times \text{year}^{-1}$ . Aquatic mammals, birds, and especially fish, are probably the main consumers of large mussels. Small *L. fortunei* are most probably eaten by fish and also by several invertebrates, including crustaceans, leeches and gastropods. It is suggested that *L. fortunei* intercepts a significant fraction of the organic carbon that the Paraná-Uruguay rivers flush into the ocean, locally boosting numbers of benthophagous animals, deposit feeders and, indirectly, higher level predators. Our results indicate that only 15 years after its first introduction in South America this invasive species is very actively consumed by local predators, but predatory suppression of the mussel seems very unlikely. Comparisons with the effects reported for the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Europe and North America suggest that *L. fortunei* is consumed more actively and that its negative impact on the local fauna is more restricted. These differences are attributed to the fact that while *D. polymorpha* feeds chiefly on plankton, a limited resource, *L. fortunei* feeds on detrital particulate organic matter, whose supply in these large South American rivers largely exceeds consumption.

Keywords: *Limnoperna fortunei*, invasive species, predation, trophic impact, trophic webs

## Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond

Demetrio Boltovskoy<sup>1,2,3,\*</sup>, Nancy Correa<sup>4</sup>, Daniel Cataldo<sup>1,2,3</sup> & Francisco Sylvester<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 1428, Buenos Aires, Argentina; <sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina; <sup>3</sup>Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Argentina; <sup>4</sup>Servicio de Hidrografía Naval, Argentina; \*Author for correspondence (e-mail: demetrio@ege.fcen.uba.ar)

Received 29 June 2004; accepted in revised form 14 November 2005

**Key words:** bivalvia, colonization, ecological impact, freshwater molluscs, invasive species

### Abstract

*Limnoperna fortunei* is a freshwater bivalve that invaded South America through Río de la Plata estuary in 1989 and has since become a major macrofouling pest. Along the Paraná-Paraguay waterway, which hosts intense boat traffic, *L. fortunei* has moved upstream at an average rate of 250 km per year. In contrast, along the Uruguay river, where boat traffic is restricted to the lowermost 200 km section, upstream colonization is almost 10-times slower. This suggests that attachment to vessels is by far the most important dispersion mechanism. It is suggested that the Amazon, Orinoco and Magdalena basins are under high risk of invasion by this mussel, especially through their estuarine gateways. All South American basins host innumerable water bodies with favorable conditions for *L. fortunei*'s colonization. Known ecological tolerance limits of the mussel also suggest that it may colonize much of the area from Central America to Canada, including waters that due to their low calcium contents, high temperature and pollution levels, and low oxygen are inadequate for the survival of *Dreissena polymorpha*. Despite its remarkable geographic expansion and its extremely high population densities, *L. fortunei*'s ecological effects have received very little attention so far. It is suggested that the 2.4-fold increase in Argentine landings of freshwater fish between 1992–1993 and 2000–2001 may be associated with the introduction of this prey species.

### Introduction

*Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) is a freshwater bivalve mollusc native to the rivers and estuaries of Southeast Asia (China, Thailand, Korea, Laos, Cambodia, Vietnam, Indonesia) (Ricciardi 1998). Between 1965 and 1990 it was unintentionally introduced in Hong Kong, Taiwan, and Japan (Ricciardi 1998), and around 1989 it invaded Argentina, most probably via ships' ballast water. In South America it was first discovered on the right hand margin of the Río de la Plata estuary, ca. 70 km southeast of the city of Buenos Aires (Pastorino et al. 1993).

In 2003, thirteen years after entry, *L. fortunei* has colonized practically all the Río de la Plata basin extending its range north as far as the Pantanal (along the Paraguay river), and the States of São Paulo and Minas Gerais (both in Brazil). Beds of *L. fortunei* with up to 150,000 ind. m<sup>-2</sup> dominate hard substrates from the Río de la Plata estuary to at least Asunción (Paraguay) and Itaipú reservoir (Darrigran 2002; Avelar et al., 2004; Figure 1).

*L. fortunei* shares several salient biological and ecological features with the North American invasive pest mollusc, the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha*, which entered the US

## Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature

Francisco Sylvester<sup>1,3,\*</sup>, Jimena Dorado, Demetrio Boltovskoy<sup>1,2,3</sup>, Ángela Juárez<sup>1</sup> & Daniel Cataldo<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Pabellón II, 4° Piso, Ciudad Universitaria, (1428) Buenos Aires, Argentina

<sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Av. Rivadavia 1917, (C1033AAJ) Buenos Aires, Argentina

<sup>3</sup>Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, (C1405DJR) Buenos Aires, Argentina

(\*Author for correspondence: E-mail: fsylvester@bg.fcen.uba.ar)

Received 5 April 2004; in revised form 7 July 2004; accepted 12 July 2004

**Key words:** *Limnoperna fortunei*, clearance rates, filtration rate, grazing, molluscs

### Abstract

Clearance rates of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) were investigated in laboratory experiments using monocultures of the alga *Chlorella vulgaris*. Experimental conditions included two mollusc sizes (15 and 23 mm), and three water temperatures (15, 20 and 25 °C) covering the normal seasonal range in the lower Paraná river and Río de la Plata estuary. Filtration rates obtained were, for the larger mussels: 9.9, 13.1 and 17.7 ml mg tissue dry weight<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> at 15, 20 and 25 °C, respectively; and for the smaller ones: 17.7, 20.8 and 29.5 ml mg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Differences between sizes and between temperatures (except 15 vs. 20 °C) were statistically significant. In absolute terms larger animals have higher clearance rates, but as a function of body mass smaller individuals feed more actively. Within the range of experimental values used, filtration rates were positively associated with water temperature. These clearance rates (125–350 ml individual<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) are among the highest reported for suspension feeding bivalves, including the invasive species *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis* and *Corbicula fluminea*. High filtration rates, associated with the very high densities of this mollusc in the Paraná watershed (up to over 200,000 ind m<sup>-2</sup>) suggest that its environmental impact may be swiftly changing ecological conditions in the areas colonized.

### Introduction

*Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) is a freshwater bivalve mollusc native to the rivers of Southeast Asia that appeared in Hong Kong in 1965, and between 1980 and 1986 spread to Japan, Taiwan and Korea (Morton, 1979; Kimura, 1994; Ricciardi & Rasmussen, 1998). Around 1990 it was first discovered in the Río de la Plata estuary (Argentina), presumably introduced via ships ballast water (Pastorino et al., 1993). Presently the geographic range of this species in South America covers most of the Paraná-Uruguay-Río de la

Plata watershed, including Argentina, Uruguay, Paraguay, Bolivia and Brazil, extending over 3000 km upstream from its original point of entry. Colonization of the Paraná-Uruguay drainage basin by this mollusc is now irreversible, and its spread into other South American endorheic systems seems only a matter of time. Furthermore, given the rising trend in worldwide shipping traffic, future North American and European invasions by this mollusc seem highly probable also (Ricciardi & Rasmussen, 1998).

*L. fortunei* shares salient biological and ecological traits with *Dreissena polymorpha*, the



Sylvester F., Boltovskoy D., Cataldo D. 2006. Tasas de clareado: ritmos e impacto. En: Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano (G. Darrigran, C. Damborenea, eds.), Editorial de la Universidad de La Plata, pp. 129-139.

En: Darrigran & Damborenea (Eds.) *Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano*. Edulp, La Plata, 2006. 220 pág.

## CAPÍTULO 8

# TASAS DE CLAREADO: RITMOS E IMPACTO

FRANCISCO SYLVESTER<sup>1,2</sup>, DEMETRIO BOLTOVSKOY<sup>1,2,3</sup> & DANIEL CATALDO<sup>1,2,3</sup>

### INTRODUCCIÓN

Al igual que la gran mayoría de los bivalvos, tanto de agua dulce como marinos, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) se alimenta de partículas de material orgánico suspendidas en el agua. Para ello filtran el líquido a través de las branquias, estructuras especializadas que retienen el material particulado, parte del cual es ingerido. La cantidad de material nutritivo presente en las aguas de ríos y lagos es normalmente muy baja, generalmente menos de 1 mg por litro, motivo por el cual los organismos filtradores deben procesar volúmenes de agua muy altos para satisfacer sus demandas energéticas, de crecimiento y reproductivas. En consecuencia, cuando las densidades de organismos que se alimentan de esta manera son altas, su actividad filtradora suele afectar profundamente a los ecosistemas donde habitan.

Los mecanismos mediante los cuales el proceso de alimentación de los filtradores influencia al ambiente son múltiples. En primer lugar, la filtración extrae material particulado de la columna de agua y lo transfiere a los sedimentos en forma de heces o pseudoheces; de esta manera el agua se vuelve más transparente y el fondo es enriquecido con material orgánico. Además, el consumo y digestión de partículas activa la degradación y mineralización; ello afecta las cantidades y relaciones porcentuales de nutrientes inorgánicos en la columna de agua, que a su vez inciden sobre la cantidad y tipo de fitoplancton. La disminución de la turbidez, el consumo del fitoplancton y el aumento en las concentraciones de nutrientes favorecen el crecimiento de la vegetación fanerógama sumergida. Los animales bentónicos, en particular los détritívoros, son favorecidos por el mayor contenido de material orgánico en el fondo, por la mayor oxigenación del agua debido a la circulación producida por el proceso de filtración y por las oportunidades de refugio y protección que ofrecen los bancos de filtradores sésiles como los de *L. fortunei* (Karatayev y otros, 2004).

Si bien hasta la fecha ninguno de estos efectos fue aún descrito para el mejillón dorado (con excepción de su influencia sobre la diversidad y la abundancia de invertebrados bentónicos en una localidad del Río de la Plata: Darrigran y otros, 1998; véase Capítulo 3), ello seguramente se debe a la escasez de investigaciones y no a la ausencia de efectos. Modificaciones del medio como las reseñadas, se han descrito en numerosos ambientes de Europa y EEUU invadidos por el molusco cebra *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), una especie oriunda del área Ponto-Aral-Caspiana que comenzó a propagarse por Europa occidental en el siglo XIX y desembarcó en América del Norte a finales de la década de 1980. A pesar de ser miembros de familias diferentes, *L. fortunei* (Mytilidae) y *D. polymorpha* (Dreissenidae), comparten numerosas características. Ambas son dioicas y de similar tamaño,

<sup>1</sup> Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 1428 Buenos Aires, Argentina.

<sup>2</sup> Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Ángel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, Argentina.

<sup>3</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Argentina.



## Capítulo III

# El mejillón dorado: estudios experimentales (desarrollo larval y tasas de filtración)

*Daniel Cataldo*<sup>\*, \*\*, \*\*\*</sup>, *Francisco Sylvester*<sup>\*, \*\*\*</sup> y *Demetrio Boltovskoy*<sup>\*, \*\*, \*\*\*</sup>

### Desarrollo larval de *Limnoperna fortunei* en laboratorio

#### Introducción

Una de las adaptaciones que exhiben los bivalvos que habitan las aguas continentales (unas 60 especies en la Argentina) es la forma de vida de sus larvas: mientras que las especies marinas tienen larvas de vida libre, la mayoría de las de agua dulce tienen larvas parásitas de las branquias de peces –los gloquidios–. Si bien esta modificación condiciona la supervivencia a las chances de dar con el pez adecuado para completar el desarrollo, garantiza que la larva, de capacidad natatoria muy limitada, no sea expulsada al mar. Para evitar este riesgo, otras especies dulceacuícolas incuban a su progenie, de manera tal que el desarrollo larval se completa en bolsas branquiales especializadas del progenitor, y lo que se libera al medio es un adulto en miniatura que ya es lo suficientemente grande y pesado como para caer al fondo directamente. En este caso, se disminuye el riesgo de la expatriación, pero se sacrifican las oportunidades de dispersión.

\* Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

\*\* Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires.

\*\*\* Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires.