



Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**El bivalvo invasor *Limnoperna fortunei* en el Bajo
Delta del Río Paraná: sus poblaciones, consumo y
relaciones con la fauna local a 20 años de su
ingreso en la Cuenca del Plata y aspectos
comportamentales**

Tesis presentada para optar por el título de Doctora de la Universidad de Buenos
Aires en el área Biología

Daniela Duchini

Director: Demetrio Boltovskoy

Director adjunto: Francisco Sylvester

Consejera de estudios: Irina Izaguirre

Lugar de Trabajo: Laboratorio de Hidrobiología, Instituto de Ecología,
Genética y Evolución (IEGEBA), FCEyN, UBA – CONICET

Buenos Aires, 2024

El bivalvo invasor *Limnoperna fortunei* en el Bajo Delta del Río Paraná: sus poblaciones, consumo y relaciones con la fauna local a 20 años de su ingreso en la Cuenca del Plata y aspectos comportamentales

Resumen

Limnoperna fortunei es un bivalvo invasor de agua dulce procedente del sudeste de Asia que fue introducido en Argentina alrededor de 1990. Desde entonces ha colonizado la cuenca del Río de la Plata, y varias cuencas menores en los países vecinos. Este estudio presenta los resultados de experimentos de campo y de laboratorio orientados a (1) investigar la dinámica poblacional de este mejillón, el consumo de sus poblaciones por los predadores y la facilitación de invertebrados bentónicos, y (2) analizar los patrones de desprendimiento voluntario, movimiento y refijación del bivalvo en función de distintos factores.

La dinámica poblacional de *L. fortunei* fue estudiada en sustratos experimentales en el río Carapachay (delta del Paraná) durante ~18 meses (2012-2014), y comparadas con estudios similares en 2002-2004. Se utilizaron sustratos artificiales (2 series de 12 unidades cada una) con secciones protegidas de los predadores con mallas de 15 y 40 mm y secciones desprotegidas (con libre acceso a los predadores). Los sustratos fueron instalados en marzo de 2012 (Serie 1), y en noviembre de 2012 (Serie 2), y retirados a intervalos de ~40-70 días. Los mejillones juveniles mostraron preferencia por los ángulos internos formados por las paredes de las jaulas, y en estrecho contacto con mejillones adultos preexistentes. Los mayores pulsos de reclutamiento y tasas de crecimiento fueron en los meses de verano.

Para evaluar el efecto de la predación, se cuantificó la abundancia y biomasa de *L. fortunei* en las jaulas con distinto grado de protección. Se observó que alrededor del 70-90% de los mejillones son consumidos por otros organismos. Hubo aumento de la presión de predación entre 2002-2004 y 2012-2014,

posiblemente como resultado de adaptaciones de la fauna local al bivalvo introducido, y/o a un aumento en las densidades de predadores beneficiados por este nuevo recurso alimentario, pero las evidencias disponibles no son concluyentes.

Se investigó la interacción entre los bivalvos y la comunidad de otros invertebrados bentónicos con diferentes niveles de exposición a depredadores. Los grupos más abundantes fueron los oligoquetos, nematodos e hirudíneos. Otros grupos de invertebrados aparecieron esporádicamente. Para todos ellos tanto la abundancia como la biomasa aumentaron cuanto mayor fue la exposición a los predadores, sugiriendo que la facilitación de los invertebrados por parte del bivalvo aumenta con la presión de predación.

En el otro estudio, se investigó la capacidad de *L. fortunei* para separarse voluntariamente del sustrato, desplazarse y volver a adherirse en función de la iluminación, la temperatura, la orientación del sustrato y el tamaño de los mejillones. Se observó que el 32% de los ~900 animales utilizados se separó y se volvió a fijar en otro sitio al menos una vez. Las proporciones de mejillones móviles fueron significativamente mayores en condiciones de oscuridad permanente que en iluminación permanente. Las distancias de desplazamiento también fueron mayores en oscuridad que en iluminación permanente, pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas. No se detectó evidencia de ritmos circadianos. En promedio, los mejillones móviles eran significativamente más pequeños que los inmóviles. La temperatura del agua (22°C y 31°C), y la orientación del sustrato (cara superior e inferior) no tuvieron efectos sobre la movilidad de los animales. La capacidad de los mejillones de separarse voluntariamente del sustrato y volver a fijarse en otros lugares, así como sus desplazamientos observados en el presente estudio, tienen implicaciones importantes para el desarrollo de estrategias de mitigación de las bioincrustaciones en instalaciones industriales.

Si bien el estudio de los organismos introducidos está fuertemente orientado al impacto que generan en los ecosistemas, los resultados de este trabajo confirman la noción que, aún para invasores altamente dominantes, como el

mejillón dorado, los efectos no son unidireccionales sino mixtos, y en gran medida dependen del contexto.

Palabras claves: *Limnoperna fortunei*; mejillón dorado; invasiones biológicas; dinámica poblacional; predación; facilitación; invertebrados bentónicos; cambios multianuales; desprendimiento y re-fijación; biso; movilidad; macrofouling; incrustaciones biológicas, ambientes acuáticos continentales.

The invasive bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower delta of the Paraná River: its populations, consumption by predators, relationships with the local fauna 20 years after its arrival in the Río de la Plata basin, and behavioral aspects

Abstract

Limnoperna fortunei is a freshwater invasive bivalve native to Southeast Asia, which was introduced in Argentina around 1990. Since then, it has colonized the Río de la Plata basin and several minor basins in Argentina, Brazil and Uruguay. This work centers on field and laboratory results aimed at (1) contributing to the knowledge of the population dynamics of this mussel, its consumption by local predators, and its facilitation effects on associated benthic invertebrates, and (2) analyzing its voluntary detachment, displacement, and reattachment behavior under different conditions.

The population dynamics of *L. fortunei* colonies was studied using artificial experimental substrates in the Carapachay River, (lower Paraná River Delta), for approximately 18 month (2012-2014). These results are compared with a similar studies in 2002-2004. The artificial substrates (two sets of 12 units each) forming “cages” protected by 15 and 40 mm mesh nets, and predator-unprotected “cages” (with free predator access). The substrates were deployed simultaneously in March 2012 (Series 1) and November 2012 (Series 2) and recovered individually at ~40-70 days intervals. Juvenile mussels settled mostly along the angles of plate intersections and in close contact with pre-existing mussels. Seasonality played a major role in the colonization: highest settlement and growth rates were in the summer.

In order to assess the effects of predation on the mussels, the abundance and biomass were estimated in sections with different degrees of protection from predation. It was observed that around 70-90% of the mussels were consumed by other organisms. There was an increase in predation pressure between 2002-2004 and 2012-2014, conceivably because predators have adapted to this

new resource, and/or because their densities increased fueled by the enhanced food availability, but this assumption needs further research. The interaction between bivalves and the community of other benthic invertebrate with different levels of exposure to predators was investigated. The most abundant invertebrates were represented by Oligochaeta, Nematoda and Hirudinea, and both abundance and biomass increased proportionally with increased exposure to predators, suggesting that the facilitation conferred by large mussels increases with increasing predation pressure.

In a separate survey the ability of the mussel to detach voluntarily from the substrate, displace and reattach elsewhere as a function of illumination, temperature, substrate orientation and mussel size was investigated. Approximately 32% of the ~900 animals used detached, moved and reattached elsewhere at least once. Permanent darkness (as opposed to illuminated conditions) enhanced mussel displacement significantly. Distances traveled before reattachment were also higher in the dark, but the difference was not statistically significant. No circadian rhythms were detected. On average, small mussels were significantly more mobile than larger ones. Water temperature (22°C and 31°C), and substrate orientation (facing downwards or upwards) did not have a measurable effect on mobility (although these results may be affected by our experimental setup). The ability of mussels to voluntarily detach and reattach elsewhere has important implications for biofouling control.

While most studies of invasive species are largely centered on their negative ecological impacts, our results suggest that, even for highly invasive organisms, like the golden mussel, the effects are usually mixed and highly context dependent.

Keywords: *Limnoperna fortunei*; golden mussel; biological invasions; population dynamics; predation; facilitation; benthic invertebrates; multiannual changes; detachment and reattachment; byssus; mobility; macrofouling; freshwater habitats

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores Demetrio Boltovskoy y Francisco Sylvester, por su dedicación, apoyo, ayuda, colaboración y constante orientación.

También a todos/as los/as integrantes del laboratorio de Hidrobiología y del Museo de Ciencias Naturales, por su compañía y ánimo permanente. En particular quiero agradecer a Daniel Cataldo que me orientó y ayudó con el estudio de la dinámica poblacional y los análisis estadísticos y a Aurora Matsubara que colaboró en el procesamiento de las muestras.

Agradecer también a cada persona de esta facultad por la enorme dedicación y buena predisposición brindada durante todos estos años. Entre ellos/as quiero destacar al grupo de “Limnología” y a Gerardo Cueto, por consultas sobre temas relacionados con este trabajo.

Además, agradezco al CONICET por la beca de doctorado que me otorgó, y a la Universidad de Buenos Aires que me brindó la infraestructura así como el apoyo económico a través de los subsidios UBA X-020 y 20020100100035 y de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2007 1968, PICT 2011 0729, PICT 2012 0070, y PICT 2015 2598) a F. Sylvester y D. Boltovskoy, con los que se financió parcialmente este trabajo.

Al Departamento de Ecología, Genética y Evolución de la FCEyN y al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” por facilitarme las instalaciones y recursos para realizar los experimentos necesarios.

A Cintia Cantarini, por su ayuda, sus mates y su hermosa charla.

Finalmente, agradezco a mi familia y amigos y amigas, por su amor y sostén incondicional.

A mis xadres y a Julieta

ÍNDICE GENERAL

Resumen.....	1
Abstract.....	4
Agradecimientos.....	6
Índice general.....	8
Índice de tablas y figuras.....	12
1. Introducción general.....	23
1.1. Especies nativas, introducidas e invasoras: hipótesis propuestas para explicar el éxito de las invasiones biológicas y situación actual en el mundo y en Argentina.....	23
1.2. Vectores de las especies introducidas	33
1.3. Morfología general, modo de vida e impactos de <i>Limnoperna fortunei</i>	39
1.4. Ingreso y distribución de <i>Limnoperna fortunei</i> en América del Sur, mecanismos de su expansión y proyecciones futuras	43
1.5. Comentarios finales.....	50
2. Evolución temporal de la colonización de <i>Limnoperna fortunei</i>: reclutamiento, patrones de abundancia y biomasa, crecimiento individual y predación	52
2.1. Introducción.....	52
2.1.1. Pulsos reproductivos y reclutamiento de <i>L. fortunei</i>	52
2.1.2. Evaluación temporal de las poblaciones de <i>L. fortunei</i> mediante el estudio de cohortes	53
2.1.3. Predación de <i>L. fortunei</i>	54
2.2. Objetivos e hipótesis	55
2.3. Métodos.....	57

2.3.1. Diseño experimental: área del estudio, obtención de las muestras y estimación de la superficie colonizada	57
2.3.2. Estimación del porcentaje de superficie ocupada y patrones de colonización de los sustratos.....	62
2.3.3. Estimación de la abundancia y biomasa de mejillones	70
2.3.4. Efecto de la presencia de mejillones grandes sobre los reclutas	72
2.3.5. Densidad de larvas de mejillones en el agua	73
2.3.6. Comparaciones entre las Series 1 y 2: cambios estacionales.....	73
2.3.7. Cambios decadales	75
2.3.8. Análisis estadísticos	76
2.4. Resultados y discusión.....	76
2.4.1. Comparaciones entre las Series 1 y 2: efectos estacionales	76
2.4.1.1. Porcentaje de superficie ocupada y patrones de colonización de los sustratos.....	76
2.4.1.2. Abundancia y biomasa de mejillones	81
2.4.1.3. Crecimiento individual de <i>L. fortunei</i>	92
2.4.2. Efecto de la presencia de mejillones grandes sobre los reclutas	93
2.4.3. Densidad de larvas de mejillones en el agua	97
2.4.4. Variaciones decadales	100
2.4.4.1. Tallas, abundancia y biomasa de mejillones	100
2.4.4.2. Consumo de <i>L. fortunei</i>	103
2.4.5. Predadores potenciales de <i>L. fortunei</i>	106
2.4.6. Hipótesis sobre la resistencia y la facilitación de las invasiones biológicas por parte de las especies residentes.....	112
2.4.7. Limitaciones del estudio	114
3. Efectos de <i>Limnoperna fortunei</i> sobre la fauna acompañante de invertebrados bentónicos	117
3.1. Introducción.....	117

3.2. Objetivos e hipótesis	119
3.3. Métodos.....	120
3.4. Resultados y discusión.....	122
3.4.1. Efectos de <i>L. fortunei</i> sobre los invertebrados asociados	122
3.4.2. Cambios decadales en los efectos de <i>L. fortunei</i> sobre los invertebrados acompañantes.....	136
4. Desprendimiento voluntario, movimiento y re-fijación de <i>Limnoperna fortunei</i>	139
4.1. Introducción.....	139
4.2. Objetivos e hipótesis	140
4.3. Métodos.....	141
4.3.1. Obtención de los mejillones y metodología general de laboratorio	141
4.3.2. Efectos de la iluminación.....	146
4.3.3. Efectos de la temperatura	147
4.3.4. Efectos de la orientación del sustrato.....	148
4.3.5. Efectos de la talla del mejillón	148
4.3.6. Dirección del movimiento	150
4.3.7. Diferencias en el comportamiento entre días consecutivos.....	150
4.3.8. Patrones de densidad en el tiempo	150
4.3.9. Análisis estadísticos	150
4.4. Resultados y discusión.....	152
4.4.1. Efectos de los tratamientos en el desprendimiento, movimiento y re- fijación de <i>Limnoperna fortunei</i> - observaciones generales	152
4.4.1.1. Efectos de la iluminación.....	152
4.4.1.2. Efectos de la temperatura	160
4.4.1.3. Efectos de la orientación del sustrato.....	162
4.4.1.4. Efectos de la talla del mejillón	164
4.4.1.5. Dirección del movimiento	166

4.4.1.6. Diferencias en el comportamiento entre días consecutivos	167
4.4.1.7. Patrones de densidad en el tiempo	167
4.5. Conclusiones.....	168
4.5.1. Limitaciones del experimento	169
5.Conclusiones generales	171
6.Bibliografía.....	176
7.Apéndices.....	220
8.Créditos	221
8.1. Cursos y materias aprobados para la carrera de Doctorado	221
9.Trabajos publicados	222
9.1. DUCHINI, D., BOLTOVSKOY, D. & SYLVESTER, F. 2015. Detachment, displacement and reattachment activity in a freshwater byssate mussel (<i>Limnoperna fortunei</i>): the effects of light, temperature and substratum orientation. Biofouling. 31(7): 599-611	222
9.2. DUCHINI, D., BOLTOVSKOY, D., SYLVESTER, F. 2018. The invasive freshwater bivalve <i>Limnoperna fortunei</i> in South America: multiannual changes in its predation and effects on associated benthic invertebrates. Hydrobiologia 817: 431-446	223

Índice de tablas y figuras

Tabla 1. Pruebas estadísticas (modelos lineales generalizados, distribución de Poisson/cuasi-Poisson) de las diferencias entre la densidad y la biomasa de mejillones en jaulas protegidas por mallas y desprotegidas correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012- octubre 2013). Los valores detallados son promedios para todo el período experimental (N=12). Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p<0,05$).....85

Tabla 2. Pruebas estadísticas (Modelos lineales generalizados, distribución cuasi-Poisson) de las diferencias entre la densidad y la biomasa de los mejillones en jaulas protegidas por mallas y desprotegidas correspondientes a la Serie 2 (noviembre 2012 - junio 2014). Para los mejillones >1 mm los valores indicados son promedios para todo el período experimental (N=12); para los mejillones <1 mm son promedios basados sobre 10 fechas de observación (ver Métodos). Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p<0,05$).....86

Tabla 3. Pruebas estadísticas (Modelos lineales generalizados -GLM, distribución cuasi- Poisson) de las diferencias entre la densidad y la biomasa de mejillones en jaulas protegidas por mallas de 15 y 40 mm y desprotegidas entre distintas series experimentales (Serie 1: 2012- 2013; Serie 2: 2012- 2014 y Serie 2002-2004, Sylvester, 2006). Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p<0,05$). Los tres períodos experimentales constaron de doce fechas de observación, excepto la Serie 2, en la cual el valor para los mejillones <1 mm está basado en 10 observaciones (ver Métodos).....87

Tabla 4. Análisis estadísticos (Modelos lineales generalizados, distribución cuasi-Poisson) de las diferencias en la densidad y biomasa de mejillones pequeños (<1 mm) registrados en las áreas con y sin mejillones grandes (>1 mm). Los valores indicados son los promedios correspondientes a las nueve

fechas de observación donde las áreas con y sin mejillones grandes fueron claramente distinguibles en la Serie 1 (marzo 2012- octubre 2013).....95

Tabla 5. Pruebas estadísticas (Modelos lineales generalizados, distribución de Poisson/cuasi-Poisson) de las diferencias entre la densidad y la biomasa de invertebrados más abundantes en jaulas protegidas por mallas y desprotegidas correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012 - octubre 2013). Los valores detallados son promedios para todo el período experimental (N=12). Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p<0,05$).....126

Tabla 6. Densidad y biomasa media de los invertebrados menos abundantes registrados en los sustratos experimentales (áreas con y sin *L. fortunei* agrupadas, N=12) de la Serie 1 (marzo 2012 - octubre 2013).....127

Tabla 7. Densidades promedio (ind. m⁻²) de los invertebrados menos abundantes registrados en los sustratos experimentales desprotegidos, y los protegidos con malla de 40 mm, en áreas con y sin mejillones grandes (>1 mm) correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012 - octubre 2013). Los datos están basados en las nueve fechas de observación cuando las áreas con y sin mejillones fueron claramente distinguibles.....128

Tabla 8. Análisis estadísticos (modelos lineales generalizados, distribución Poisson/cuasi- Poisson) de las diferencias en la densidad y biomasa de invertebrados más abundantes registrados en las áreas con y sin mejillones grandes (>1 mm) correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012-octubre 2013). Los valores indicados son promedios para las nueve fechas de observación donde las áreas con y sin mejillones grandes fueron claramente distinguibles. Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p<0,05$).....131

Tabla 9. Valores estadísticos de ANOVA de medidas repetidas (RMA) y modelos lineales generalizados (GLM) para los efectos de los factores analizados en las proporciones de mejillones móviles y las distancias de desplazamiento. Las celdas grisadas indican valores estadísticamente

significativos ($p < 0,05$). * Las distancias de desplazamiento están basadas únicamente en mejillones móviles.....144

Tabla 9 continuación. Cantidad de mejillones en cada réplica y promedio de mejillones en cada tratamiento realizado.....145

Tabla 10. Resultados generales de la movilidad de los mejillones expuestos a distintos tratamientos experimentales. Los tratamientos asteriscados corresponden a ensayos distintos cuyas especificaciones están indicadas en la tabla. Un primer ensayo se realizó con réplicas y tomado fotos cada 24/48 hs, mientras que el otro ensayo no contó con réplicas y las fotos fueron tomadas cada 1 hs.....149

Datos complementarios 1. Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.....224

Datos complementarios 2. Resultados de las estimaciones de abundancia de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1. SEC: Sustrato entero colonizado por mejillones adultos; SMG: Sin mejillones grandes (>1 mm) presentes. Algunos mejillones pequeños pero >1 mm se encontraron en la zona "sin mejillones grandes" de algunos sustratos como resultado del procedimientos de campo (ver Métodos en el texto).....238

Tabla 11: Densidad de larvas en el plancton en el río Carapachay en las fechas de extracción de sustratos de las Series 1 y 2. SD: sin datos.....250

Fig. 1. Esquema conceptual de las etapas de una introducción biológica y las barreras involucradas en el proceso. Modificado de Correa et al. (2021)....26

Fig. 2. Cantidades de especies introducidas en el mundo entre 1500 y 2000 en función del año del primer registro. Basado sobre un total de 16.926 taxones de plantas y animales con información suficiente (la cantidad total seguramente supera los cientos de miles). Basado en datos de Seebens et al. (2017).....32

Fig. 3. Bioincrustaciones en distintas estructuras de embarcaciones y objetos sumergidos.....36

Fig. 4. Esquema simplificado de las operaciones de carga y descarga de mercaderías y de agua de lastre en puerto, y recambio de agua de lastre en altamar. Modificado de Ávila Velandia (2016).....38

Fig. 5. Aspecto general de las valvas de un ejemplar aislado de *Limnoperna fortunei* adulto de aproximadamente 27 mm de largo (A: vista lateral interior y exterior, B: vista ventral), y bancos sobre diferentes sustratos en el Río Luján (C-D), en el Embalse de Salto Grande (E), y en la costa del Río de la Plata (F).....40

Fig. 6. Incrustaciones de *L. fortunei* en instalaciones industriales y otras estructuras hechas por el hombre. Reja de acero de protección en la toma de agua cruda en la central nuclear Atucha I (Argentina), limpia (A) y luego de varios meses sin mantenimiento (B). C: Filtros taponados de una unidad de enfriamiento de un transformador, planta hidroeléctrica de Salto Grande (Argentina/Uruguay). D: Eje, hélice y estructuras de soporte de una embarcación recreativa en el Embalse de Río Tercero (Argentina). E: Incrustaciones en el casco de un velero (Embalse de Río Tercero, Argentina). De Boltovskoy et al. (2015a).....44

Fig. 7. Representación esquemática del mecanismo de dispersión “a saltos” empleado por *L. fortunei* en el sistema del Paraná-Paraguay. Los adultos de desplazan aguas arriba adheridos a los cascos de las embarcaciones que

navegan hacia el norte, producen larvas, y éstas descienden con la corriente.
Modificado de Boltovskoy et al. (2006).....45

Fig. 8. Distribución de *L. fortunei* en Sudamérica (círculos rojos y área rosada). Se indican las cuencas hidrográficas mayores, no colonizadas (letras negras) y colonizadas (letras rojas).....47

Fig. 9. Área nativa de *L. fortunei* (A, zona negra), su rango de dispersión actual (A, áreas rojas) y proyecciones de su expansión potencial futura (B: según Kluza y McNyset, 2005; C: según Campos et al., 2014). Modificado de Boltovskoy (2015b).....49

Fig. 10. Sustratos experimentales utilizados (A, B), y esquema general de su instalación y vista general de los sustratos instalados en el muelle (D). De Duchini et al. (2018).....58

Fig. 11. Fechas de instalación y extracción de los sustratos de la Serie 1, iniciada en marzo de 2012 (A), y la Serie 2, iniciada en noviembre de 2012 (B)....60

Fig. 12. Ubicación del sitio experimental (estrella) en el delta inferior del Río Paraná.....61

Fig. 13. Temperatura del agua durante el período experimental (Serie 1: 29 de marzo 2012- 17 de octubre 2013; Serie 2: 5 de noviembre 2012 - 14 de junio 2014).....63

Fig. 14. Aspecto general de las jaulas experimentales correspondientes a la Serie 1 (iniciada en marzo de 2012). En la primera columna se observa el tiempo transcurrido de cada sustrato en el agua. Al lado de cada fotografía se observa la representación esquemática de cada sustrato con las zonas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) sombreadas en negro. Los números indican el porcentaje de superficie colonizada (SC) en cada fecha. Ocasionalmente, los esquemas de SC pueden sugerir valores algo diferentes a los indicados en los esquemas debido a irregularidades generadas por la

presencia de limo y de las mallas de protección, grados de cobertura, distribución espacial de los bancos de mejillones grandes (>1 mm), o resolución de las imágenes.....64

Fig. 15. Aspecto general de las jaulas experimentales correspondientes a la Serie 2 (iniciada en noviembre de 2012). En la primera columna se observa el tiempo transcurrido de cada sustrato en el agua. Al lado de cada fotografía se observa la representación esquemática de cada sustrato con las zonas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) sombreadas en negro. Los números indican el porcentaje de superficie colonizada (SC) en cada fecha. Ocasionalmente, los esquemas de SC pueden sugerir valores algo diferentes a los indicados en los esquemas debido a irregularidades generadas por la presencia de limo y de las mallas de protección, grados de cobertura, distribución espacial de los bancos de mejillones grandes (>1 mm), o resolución de las imágenes.....67

Fig. 16. Imagen de un sustrato parcialmente colonizado. La línea roja separa el área con mejillones grandes (>1 mm) del área sin ellos. Sustrato protegido por una malla de 40 mm (eliminada en la fotografía), retirado el 30 de marzo de 2013. De Duchini et al. (2018).....71

Fig. 17. Cambios temporales en la abundancia, biomasa (peso seco de tejidos) y cobertura del sustrato experimental por los mejillones en jaulas protegidas y no protegidas correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012 a octubre 2013). Los valores de biomasa para los mejillones pequeños (<1 mm) se basaron en un único factor de conversión, por lo tanto los perfiles de su abundancia y biomasa son idénticos (A). Para los mejillones grandes (>1 mm) la biomasa se calculó en base a ecuaciones de conversión a partir de los valores de las tallas. De Duchini et al. (2018).....77

Fig. 18. Cambios temporales en la abundancia, biomasa (peso seco de tejidos) y cobertura del sustrato experimental por los mejillones en jaulas protegidas y no protegidas correspondientes a la Serie 2 (noviembre 2012 a junio 2014). Los valores de biomasa para los mejillones pequeños (<1 mm) se basaron en un

único factor de conversión, por lo tanto los perfiles de su abundancia y biomasa son idénticos (A). Para los mejillones grandes (>1 mm) la biomasa se calculó en base a ecuaciones de conversión a partir de los valores de las tallas. La abundancia de mejillones <1 mm no se contabilizó en la primera y última fechas de extracción. En la primera fecha de extracción el 75% de los mejillones >1mm corresponde a animales de ~1-3 mm, que aportan poco a la biomasa.....79

Fig. 19. Abundancias de los mejillones de <1 mm (A) y >1 mm (B) registrados en las jaulas cubiertas por mallas de 15 mm y 40 mm y en las jaulas desprotegidas en los experimentos realizados en 2002-2004 (Sylvester, 2006), y en el presente trabajo (2012- 2013, Serie 1; 2012-2014, Serie 2). Las áreas grisadas destacan los períodos reproductivos del animal (noviembre a marzo).....82

Fig. 20. Comparación entre la abundancia y la biomasa de *L. fortunei* <1 mm y >1 mm (promedios para cada período experimental) en jaulas protegidas por mallas de 15 y 40 mm, y en jaulas no protegidas, registradas en el presente estudio (Serie 1, marzo 2012- octubre 2013; Serie 2, noviembre 2012-junio 2014) y diez años antes (C: 2002-2004, datos de Sylvester, 2006).....84

Fig. 21. Abundancia (%) y estructura de tallas de los mejillones grandes (>1 mm) asentados en sustratos con diferente grado de protección a lo largo de la Serie 1 (A), la Serie 2 (B) y la Serie de 2002-2004 (C: Sylvester, 2006).....89

Fig. 22. Densidades (promedios para todas las fechas de extracción) de mejillones por clase de talla en las Series 1 (marzo 2012-octubre 2013; A) y 2 (noviembre 2012-junio 2014; B), en las jaulas protegidas con mallas de 15 y 40 mm y en las desprotegidas. Las densidades de la jaula de 15 mm están indicadas en todos los gráficos con barras blancas.....90

Fig. 23. Biomasa (promedios para todas las fechas de extracción) de mejillones por clase de talla en las Series 1 (marzo 2012-octubre 2013; A) y 2 (noviembre 2012-junio 2014; B), en las jaulas protegidas con mallas de 15 y 40 mm y en

las desprotegidas. Las biomاسas de la jaula de 15 mm están indicadas en todos los gráficos con barras blancas.....91

Fig. 24. Perfil temporal y abundancia promedio de mejillones chicos (<1 mm) en áreas colonizadas por *L. fortunei* (con *L. f.*) y áreas sin colonizar (sin *L. f.*). Las primeras tres fechas de muestreo están excluidas porque aún no había presencia de bancos de mejillones grandes en los sustratos.....94

Fig. 25. Perfil temporal de las densidades de larvas y temperatura del agua. El recuadro gris indica el período sin datos para densidades de larvas.....99

Fig. 26. Comparación entre la abundancia y la biomasa de *L. fortunei*, medias para la Serie 2 (noviembre 2012-junio 2014) del presente trabajo y lo observado 10 años antes, en 2002-2004 (datos de Sylvester, 2006) en jaulas protegidas por mallas de 15 y 40 mm y en jaulas no protegidas.....103

Fig. 27. Consumo medio de mejillones por parte de predadores por clase de talla. Estimaciones basadas sobre las diferencias en las abundancias en las jaulas desprotegidas en comparación con las protegidas por la malla de 15 mm (asumiendo ausencia de predación en las últimas), en los períodos experimentales correspondientes al presente trabajo, Serie 1 (marzo 2012-octubre 2013; A) y Serie 2 (noviembre 2012-junio 2014; B), y en 2002-2004 (datos de Sylvester, 2006; C). Los valores correspondiente a las tallas <1 mm (fuera de escala) se indican en las columnas correspondientes.....104

Fig. 28. Ejemplos de consumidores confirmados (peces, crustáceos, aves, reptiles) y presuntos (mamíferos) de *L. fortunei*. Imágenes de varias fuentes.....108

Fig. 29. Perfiles temporales (A-C) y abundancia promedio (E-G) de invertebrados dominantes en áreas colonizadas por *L. fortunei* y áreas sin colonizar. Las primeras tres fechas de muestreo están excluidas porque aún no había presencia de bancos de mejillones grandes en los sustratos.....124

Fig. 30. Cambios temporales en la abundancia de los invertebrados asociados a los bancos de mejillones en jaulas protegidas y no protegidas (áreas con y sin *L. fortunei* agrupadas) (Serie 1, marzo 2012-octubre 2013). De Duchini et al. (2018).....125

Fig. 31. Proporciones entre la abundancia (A, B) y la biomasa (C, D) de Oligochaeta y Nematoda entre áreas con y sin *L. fortunei* en jaulas protegidas por la malla de 40 mm y en las jaulas desprotegidas (Serie 1, marzo 2012-octubre 2013). En todos los casos se observa que la abundancia y la biomasa fue más alta en áreas colonizadas por mejillones grandes que en áreas sin ellos, pero los incrementos de ambos grupos de invertebrados en los lechos de mejillones (con respecto a los valores fuera de los bancos de mejillones) fueron mucho más altos en las jaulas expuestas a la predación (desprotegidas) que en las protegidas de predadores (malla de 40 mm). De Duchini et al. (2018).....130

Fig. 32. Modelo conceptual de la relación hipotética entre un facilitador importante y la diversidad de especies en un espacio modificado a tres niveles de estrés ambiental (bajo, medio y alto). A medida que aumenta la importancia del facilitador y se reduce el estrés ambiental local, más especies pueden convivir en el hábitat generado biológicamente. El aumento del estrés ambiental prevé una depresión en el lado izquierdo de la curva de respuesta de diversidad de especies; esta fuente de estrés puede ser un factor físico, fisiológico o la presión de un consumidor. Modificado de Bruno y Bertness (2001).....135

Fig. 33. Abundancia (A) y biomasa (B) de los grupos de invertebrados en áreas con y sin *L. fortunei* en sustratos cubiertos por redes de 5 mm en el período 2002-2004. La última fecha de muestreo carecía de áreas sin *L. fortunei*. Modificado de Sylvester (2006).....133

Fig. 34. Esquema general de los experimentos realizados para analizar el desprendimiento voluntario de los mejillones y su fijación en un nuevo sitio. Los tratamientos encerrados en líneas de puntos indican los experimentos

realizados en cámara de temperatura controlada. Modificado de Duchini et al. (2015).....143

Fig. 35. Proporción (promedio $\pm$ ES) de mejillones que se movieron y reubicaron en cada una de las 6 observaciones sucesivas en condiciones de iluminación y oscuridad permanente. Las letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0,05$) (GLM y contrastes de LSD de Fisher). Modificado de Duchini et al. (2015).....153

Fig. 36. Distancias recorridas por todos los mejillones móviles en todas las réplicas bajo condiciones de oscuridad permanente (derecha) y luz permanente (izquierda), a lo largo de 8 días (observaciones cada 24/48 h). Cada barra representa un animal. Los días sucesivos se indican con diferentes tonos de gris. Modificado de Duchini et al. (2015).....154

Fig. 37. Distancias cubiertas por todos los mejillones móviles en oscuridad permanente (derecha) y en luz permanente (izquierda) a lo largo de 5 días (observaciones cada 1 h). En ambos casos se indican por separado los desplazamientos que ocurrieron durante el día (desde la salida hasta la puesta del sol) y durante la noche (desde la puesta hasta la salida del sol). Cada barra representa un animal. Diferentes tonos de gris denotan desplazamientos sucesivos (no necesariamente en días consecutivos). Los períodos de inmovilidad no están incluidos. Modificado de Duchini et al. (2015).....156

Fig. 38. Translocaciones de todos los mejillones móviles en el experimento de 5 Días expuestos a un ciclo natural día-noche. Cada barra representa un animal. Las barras superpuestas indican desplazamientos discretos registrados con intervalos de 1 h (no necesariamente consecutivos). Los períodos de inmovilidad no están incluidos. Modificado de Duchini et al. (2015).....157

Fig. 39. Proporción diaria de mejillones translocados (A) y distancia media diaria recorrida por los mejillones móviles (B) a 22 y a 31 °C (promedio $\pm$ ES). Modificado de Duchini et al. (2015).....161

Fig. 40. Proporción diaria de mejillones translocados (A) y distancia media diaria recorrida por los mejillones móviles (B) en la cara superior y la cara inferior de las placas experimentales (media $\pm$ ES). Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$) (GLM y contrastes de LSD de Fisher). Modificado de Duchini et al. (2015).....	163
Fig. 41. Longitud media ($\pm$ ES) de todos los mejillones inmóviles y móviles en cada experimento. LP 24/48 h y OP 24/48 h: luz permanente y oscuridad permanente con registros cada 24/48 h. LP 1h y OP 1h: luz permanente y oscuridad permanente con registros cada 1 h. D-N: ciclo día-noche. 22 °C y 31 °C: experimentos a 22 °C y 31 °C. Cara superior y cara inferior. En todos los casos las réplicas están agrupadas. Los asteriscos indican diferencias significativas ($P < 0,05$, test de t). Nótese que la escala de eje Y no comienza en cero. Modificado de Duchini et al. (2015).....	165
Datos complementarios 1.....	223
Datos complementarios 2.....	237

1. Introducción general

1.1. Especies nativas, introducidas e invasoras: hipótesis propuestas para explicar el éxito de las invasiones biológicas y situación actual en el mundo y en Argentina

Cada una de las especies descritas que habitan el planeta Tierra tiene su origen en un solo lugar. En otras palabras, una misma especie no puede surgir en dos o más lugares diferentes. Cada una de esas especies, no es una unidad estática en el tiempo y el espacio. Sus poblaciones inicialmente van ampliando su rango geográfico de distribución, pero con el tiempo también pueden reducirlo, desplazarse a otra área, o desaparecer totalmente. Si la misma especie habita, por ejemplo, los sitios A y B, ya sea contiguos o separados espacialmente, su origen fue en solamente uno de ellos, y su presencia en el otro es debida a la expansión de su rango geográfico. Esa expansión puede haber sido el resultado del desplazamiento por medios propios (volar, caminar, nadar), o con la asistencia de otro organismo como animales o plantas (por ejemplo, los patógenos y parásitos de aves o peces), o puede haber ocurrido gracias a una intervención humana, ya sea mediante el transporte asistido, o por la creación de vías de ingreso como canales. En el primer caso se trata de especies autóctonas o nativas en toda su área de distribución. Las segundas, por otro lado, se conocen como especies introducidas (ver más abajo).

El rápido desarrollo de la ecología de las invasiones generó una creciente confusión en cuanto a la terminología utilizada para definir a las especies nativas, introducidas e invasoras. El incremento de los estudios conllevó la creciente necesidad de estandarizar estos conceptos pero discriminarlos no es sencillo, en gran medida debido a que las especies nativas aún carecen de una definición formal ampliamente aceptada. En general, el concepto de especie nativa surge a partir de explicar qué es una especie no nativa, considerando a esta última como la especie que está fuera de su área de distribución autóctona. Esta definición se basa en la factibilidad de determinar el rango original de distribución de las especies, aunque generalmente esto es complejo. Por ejemplo, si una especie nativa amplía su rango de distribución en

el mismo ambiente su calidad de “nativa” se vuelve ambigua (Pyšek et al., 2004; Pereyra, 2019). En este sentido, tradicionalmente se considera que las especies que amplían su rango con la ayuda de una intervención humana directa o indirecta (por ejemplo, mediante el transporte por tierra o agua, la construcción de corredores como caminos o canales, o aun forzando su desplazamiento mediante impactos antropogénicos, como el calentamiento global) no serían nativas, sino que se definirían como especies introducidas. Si bien se han propuesto numerosos esquemas para designar a estas especies con mayor precisión, la mayoría de los académicos usan el término "invasivo" indiscriminadamente para cualquier especie no nativa (Pereyra, 2016).

Las especies introducidas y sus descendientes han recibido distintas denominaciones como “extranjera”, “inmigrante”, "adventicia", "exótica", “invasora”, "no indígena", etc. (Salisbury, 1961; Mack, 1985; Baker, 1986). Sin embargo, estos términos han sido usados indistintamente, lo que dificulta la comparación de los patrones y procesos de las invasiones biológicas, y conduce a la reiteración de conceptos (Blackburn et al., 2011). Richardson et al. (2000) propusieron, para plantas, que el organismo “introducido” es aquél que llega a un área diferente a la de su rango geográfico anterior como resultado de la dispersión de sus “propágulos” (es decir, semillas, esporas o adultos) debido a la actividad humana. Este concepto (la “presión de propágulos”), también denominado "esfuerzo de introducción" (Blackburn y Duncan, 2001), es una medida de la cantidad de individuos liberados en una región de la que no son nativos (Carlton, 1996), e incorpora tanto el número de individuos que provienen de una población nativa, como el número de veces que este proceso se repite. Una mayor presión de propágulos aumentará la probabilidad de establecimiento de una población no nativa y de que esta población logre expandir su área geográfica. Según Lockwood et al. (2005), es un producto de los patrones en los vectores de transporte y modos de dispersión e ingreso. Por lo tanto, podría contribuir a explicar las diferencias entre especies en sus tasas de éxito de invasión (Lockwood et al., 2005).

El término "invasivo" es un fenómeno ecológico y no una descripción taxonómica (Colautti y MacIsaac, 2004). Richardson et al. (2000)

conceptualizaron las invasiones como una serie de barreras que una especie va sorteando para, eventualmente, convertirse en invasiva (Blackburn et al., 2011). Williamson y Fitter (1996), por otro lado, consideran a las invasiones como una serie de etapas por las que deben pasar las especies en el camino de lo nativo a lo invasivo. En realidad, ambos modelos son complementarios y describen el mismo proceso (Blackburn et al., 2011) que involucra etapas y barreras que la especie debe sortear para llegar a ser introducida y, ocasionalmente, invasora (Fig. 1).

Los invasores potenciales pasan a través de una serie de barreras que pueden impedir la transición a etapas posteriores. En un proceso de invasión exitoso el organismo introducido ha superado, gracias a la ayuda humana, una importante barrera geográfica (transporte), así como el escollo que representa sobrevivir y multiplicarse en el nuevo entorno. Este proceso comienza con los propágulos invasores, que provienen de una región donante, y son transportados por un vector o proceso asociado a los humanos. Si los propágulos sobreviven al transporte y sobreviven y se reproducen en el nuevo ambiente serán organismos introducidos. Algunos pocos (probablemente menos del 1%) de estos organismos introducidos pueden ser muy exitosos en el nuevo medio y aumentar en cantidad y/o biomasa desmedidamente, en cuyo caso se suelen denominar organismos invasores (Fig. 1).

Este esquema simplificado puede involucrar barreras adicionales que dificultan una invasión biológica. Por ejemplo, organismos introducidos deliberadamente pueden ser mantenidos en cautiverio, o solamente persistir en condiciones controladas (por ejemplo, zoológicos, animales o plantas importados como mascotas o para fines recreativos, como acuarismo). Sin embargo, las introducciones involuntarias escapan de este problema, y muchos organismos importados deliberadamente y mantenidos bajo condiciones controladas pueden ser liberados al medio accidental o voluntariamente y transformarse en invasores.

Frecuentemente, el término “invasor” se utiliza para aquellas especies introducidas que tienen impactos ecológicos y/o económicos importantes

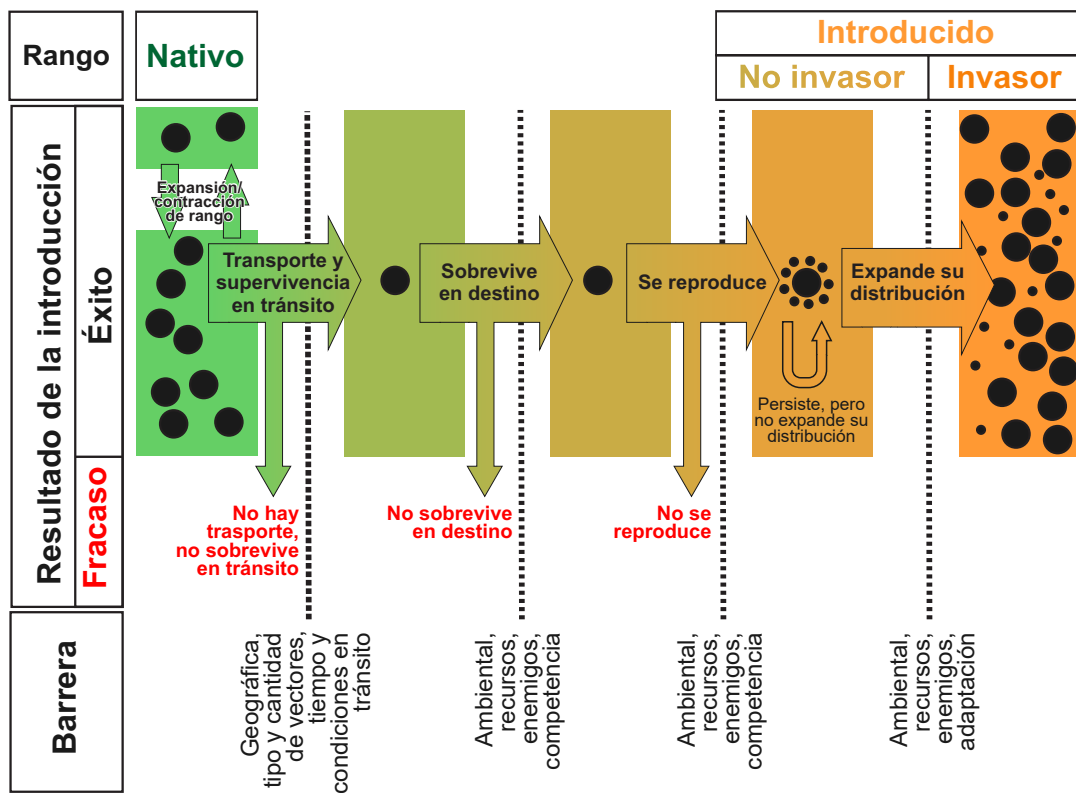


Fig. 1. Esquema conceptual de las etapas de una introducción biológica y las barreras involucradas en el proceso. Modificado de Correa et al. (2021).

(Richardson et al., 2000; Blackburn et al., 2011). Ocasionalmente, puede tratarse de organismos con efectos adversos directos para la humanidad (por ejemplo, patógenos y parásitos, especies que producen toxinas o sustancias alergénicas, predadores o patógenos de animales domesticados o plantas cultivadas, etc.). Sin embargo, es importante destacar que en las estimaciones de sus efectos generalmente solo se incluyen los impactos negativos, aun cuando casi todos estos organismos tienen efectos mixtos, positivos para algunos nativos y negativos para otros (Boltovskoy et al., 2021b; Correa et al., 2021).

Un desafío clave en la biología de las invasiones es definir los factores que determinan por qué algunas especies introducidas son particularmente exitosas en los ambientes no nativos, y por qué algunos hábitats son más receptivos a las invasiones que otros. Algunas especies introducidas logran mayores abundancias y/o biomásas en comparación con poblaciones conespecíficas en su área de distribución nativa (Torchin et al., 2001; Keane y Crawley, 2002; Parker et al., 2013; Prior y Hellmann, 2013; Prior et al., 2014). Este éxito les permite volverse invasoras (Colautti et al., 2004; Torchin y Mitchell, 2004).

Se han hecho muchos intentos para construir listas de rasgos comunes compartidos por los invasores exitosos (Wodzicki, 1965; Roy, 1990), así como más de una treintena de hipótesis generales (Jeschke y Heger, 2018; Enders y Jeschke, 2018), pero hasta ahora los resultados son aplicables sólo en casos aislados, y dominan las excepciones (Crawley, 1987; Rejmanek y Richardson, 1996; Boltovskoy et al., 2021b).

Una de las explicaciones ensayadas es que en su rango introducido el éxito de las especies exóticas se debe a que carecen de algunos de los factores de control que tienen en su rango nativo (Maron y Vila, 2001; Shea y Chesson, 2002; Mitchell et al., 2006). La evasión de los enemigos con los cuales han co-evolucionado en su hábitat nativo (por ejemplo, herbívoros, depredadores, patógenos, parásitos, etc.) es una propuesta que ha ganado considerable atención como explicación del éxito de la invasión. La hipótesis de la liberación del enemigo (*Enemy Release Hypothesis*, o ERH), con implicaciones

importantes para el control biológico (Keane y Crawley, 2002; Colautti et al., 2004; Prior y Hellmann, 2013), postula que, en su translocación, las especies introducidas dejan atrás a sus enemigos “naturales” reduciendo la presión involucrada, lo cual conduce a su mejor desempeño (por ejemplo, mayor biomasa o abundancia; Maron y Vila, 2001; Keane y Crawley, 2002; Torchin y Mitchell, 2004). Obviamente, la ERH parte de la base que los enemigos tienen efectos negativos significativos en el desempeño de la especie en su rango nativo (Maron y Vila, 2001; Keane y Crawley, 2002; Colautti et al., 2004; Torchin y Mitchell, 2004; Prior y Hellmann, 2013). Los estudios de la ERH fueron principalmente centrados en las plantas (Colautti et al., 2004; Pyšek y Richardson, 2007; Vermeij et al., 2008; Roy et al., 2011; Prior y Hellmann, 2013) e insectos terrestres (Prior y Hellmann, 2013).

Esta teoría es parte de una hipótesis más amplia, conocida como “evolución del aumento de la habilidad competitiva” (*Evolution of Increased Competitive Ability*, o EICA; Blossey y Notzold, 1995) que predice que, al evitar a sus consumidores y competidores en general, en los ambientes invadidos los organismos invasores pueden destinar mayores recursos al crecimiento y la reproducción (David et al., 2017). Si bien EICA se ha mencionado a menudo para explicar las invasiones de plantas (Vilà et al., 2003), también hay muchos estudios que descartan su validez (Gurevitch et al., 2011; Felker-Quinn et al., 2013; David et al., 2017). Las especies exóticas no siempre experimentan la liberación del enemigo y, aun cuando efectivamente esta liberación ocurre, no siempre resulta en un mejor desempeño del organismo introducido (Chun et al., 2010). Por otro lado, la liberación de enemigos puede tener efectos muy dispares en diferentes situaciones. Por ejemplo, Prior et al. (2014) sugirieron que los efectos del enemigo nativo eran más importantes en sistemas acuáticos que en sistemas terrestres, y eran particularmente débiles para las plantas terrestres.

Los criterios acerca de las características que deben poseer las especies exóticas para ser “buenos invasores” abundan en la literatura. Entre los rasgos más frecuentemente mencionados está la capacidad de ser generalistas, establecer más interacciones con otros seres vivos, y ser menos vulnerables a

la escasez de alimentos (David et al., 2017). También puede ser favorable el hecho de ser filogenéticamente menos afines a los integrantes de la comunidad nativa (Davies et al., 2011). Curiosamente, este concepto fue discutido inicialmente por Darwin (Darwin, 1859), quien propuso dos hipótesis contradictorias. Por un lado, postuló que las especies exóticas más estrechamente relacionadas con las comunidades nativas tienen menos probabilidades de invadir ya que compiten por nichos similares (Winter et al., 2009), y por lo tanto las comunidades nativas ofrecen una resistencia biótica más fuerte (hipótesis de naturalización de Darwin, o *Darwin Naturalization Hypothesis* - DNH; Daehler, 2001). Por otro lado, Darwin también hipotetizó que las especies exóticas estrechamente relacionadas con las especies nativas pueden ser favorecidas durante la invasión, ya que tienden a compartir rasgos similares que les permiten adaptarse a los mismos entornos (hipótesis de la pre-adaptación, o *Pre Adaptation Hypothesis* - PAH; Ricciardi y Mottiar, 2006). En otras palabras, si bien las diferencias entre especies invasoras y nativas pueden brindar oportunidades específicas para las primeras, estas diferencias también pueden prevenir la invasión si la especie introducida no puede explotar los recursos disponibles o encajar en su nuevo entorno (David et al., 2017). Ma et al. (2016) realizaron un metaanálisis para sintetizar los resultados de los estudios existentes, concluyendo que el poder predictivo de la DNH depende tanto de la etapa de la invasión, como de la escala espacial de los estudios. Las especies introducidas más estrechamente relacionadas con las nativas tendieron a ser menos exitosas a escala local, apoyando la DNH. Sin embargo, a escala regional el éxito de la invasión no se vio afectado por la relación introducida-nativa. Estos patrones fueron generalmente consistentes en diferentes ecosistemas, taxones y métodos de investigación, lo cual revela los diferentes efectos de la relación invasor-nativo en el éxito e impacto de los invasores y sugiere la existencia de diferentes mecanismos en distintas etapas de la invasión y escalas espaciales.

La última barrera que tiene que atravesar una especie para poder expandirse en el nuevo ambiente es la que involucra factores bióticos (Fig. 1) - la "resistencia biótica" (Elton, 1958; Udvardy, 1969), ejercida por las especies nativas y/o introducidas (residentes en general) que dificultan el

establecimiento de nuevas especies introducidas. Estos frenos incluyen a los depredadores, parásitos, patógenos y competidores locales (Simberloff, 1986). Esta concepción es consistente con la interpretación que la fuerza principal que causa la extinción es la competencia (Simberloff, 1981; Levine et al., 2004).

Las interacciones que pueden darse entre las especies en un ecosistema son innumerables y generalmente muy complejas, e incluyen muchas interacciones positivas, tanto entre especies invasoras como entre especies nativas, así como entre ambas, donde una o las dos pueden mejorar la probabilidad de supervivencia y/o crecimiento de su tamaño poblacional. Una especie introducida puede facilitar el establecimiento de otra especie no nativa; este proceso se denominó “*Invasional Meltdown*” (Simberloff y Von Holle, 1999), postulando que puede favorecer nuevas invasiones en hábitats previamente colonizados por especies introducidas y, potencialmente, aumentar la probabilidad de impacto ecológico (Howarth, 1985; Simberloff y Von Holle, 1999).

En el contexto de este trabajo, estas hipótesis son de particular interés ya que están íntimamente ligadas con la predación sobre el mejillón dorado y con los efectos de éste sobre la flora y fauna nativas.

Las tasas de introducción varían mucho entre grupos taxonómicos y regiones (di Castri, 1989; Sax y Gaines, 2003; Hulme et al., 2009; Winter et al., 2009; Ellis et al., 2012; Blackburn et al., 2015), pero hay estudios que sintetizan la información disponible y permiten definir algunos lineamientos generales (Seebens et al., 2017).

El patrón global de introducción de especies exóticas indica que la tasa global de primeros registros se mantuvo baja entre los años 1500 y 1800 (Seebens et al., 2017). El año 1500 se asocia con la colonización de las Américas, la exploración global, el nacimiento del colonialismo y el inicio de cambios radicales en los patrones de demografía humana, agricultura, comercio e industria (Preston et al., 2004), y con un intenso intercambio de especies usadas por los seres humanos para su sustento. Sin embargo, solo desde la

primera mitad del siglo XIX se observa un aumento importante en las cantidades de introducciones (Fig. 2). Este crecimiento se da en la mayoría de los taxones hasta el año 2000, aunque algunos (e.g., peces, reptiles, mamíferos) muestran una estabilización o descenso en las últimas décadas (Seebens et al., 2017). En los números de primeros registros de muchas especies exóticas se observa un patrón de crecimiento exponencial, típico de las especies introducidas accidentalmente (por ejemplo, algas, insectos, crustáceos, moluscos y otros invertebrados; Seebens et al., 2017). También aves y reptiles muestran patrones similares, dado que incluyen muchas especies introducidas intencionalmente como mascotas (Smith et al., 2009). Las cantidades de mamíferos y peces aumentaron hasta alrededor de 1950, también como resultado de introducciones intencionales, pero en lo sucesivo declinan, en gran medida debido al desarrollo de políticas y regulaciones más estrictas (Seebens et al., 2017).

Las plantas vasculares y los insectos tienen las cifras más altas, y sin claros indicios de desaceleración. En las plantas, esta tendencia puede deberse a la facilidad de dispersión de sus formas reproductivas, y a su introducción intencional en jardines botánicos y para fines productivos y ornamentales (Hulme, 2015; Seebens et al., 2015). Para los insectos las razones más plausibles son su tamaño reducido y su asociación con las plantas terrestres (consumidores, mutualistas y parásitos). Varias de estas introducciones han tenido impactos significativos en los ecosistemas nativos (Simberloff et al., 2013), contribuyeron a la homogeneización global de floras y faunas (Winter et al., 2009; Pyšek y Richardson, 2010; Ellis et al., 2012), y a la extinción de la biota nativa.

En la Argentina actualmente se conocen aproximadamente 700 especies introducidas, ~15% de ellas acuáticas (<https://www.argentina.gob.ar/ambiente/biodiversidad/exoticas-invasoras-1>). Si bien en comparación con otros lugares del mundo estos números son moderados, la cantidad de especies exóticas que se establecen anualmente en estas tierras y aguas es importante (Boltovskoy et al., 2011; Schwindt et al., 2014).

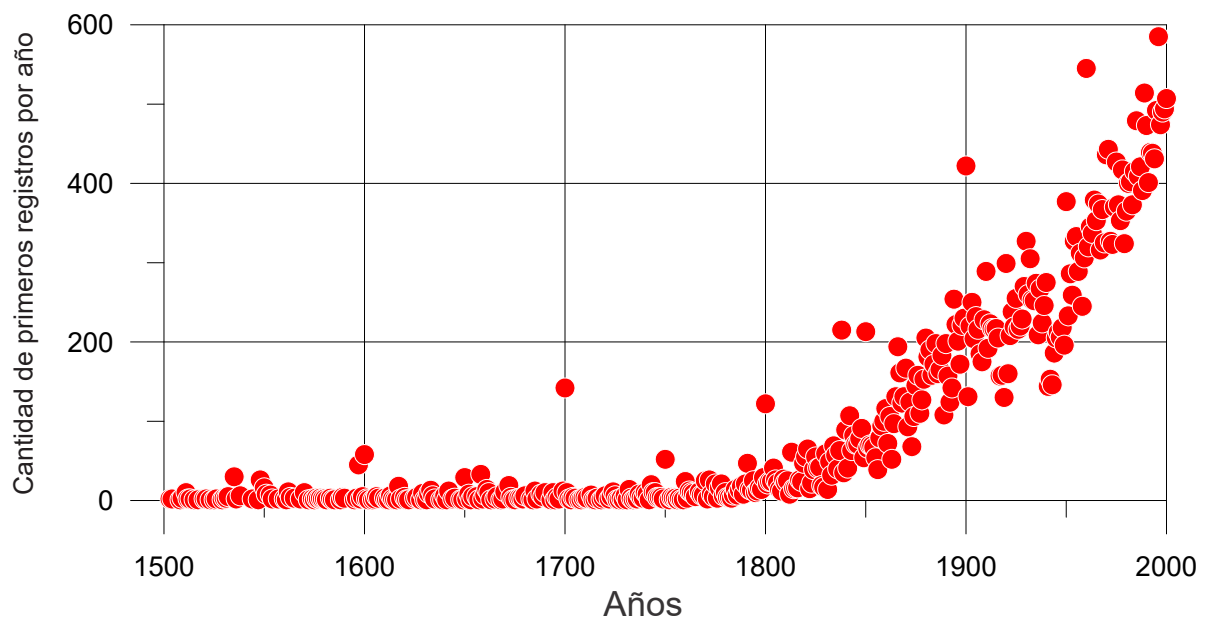


Fig. 2. Cantidades de especies introducidas en el mundo entre 1500 y 2000 en función del año del primer registro. Basado sobre un total de 16.926 taxones de plantas y animales con información suficiente (la cantidad total seguramente supera los cientos de miles). Basado en datos de Seebens et al. (2017).

La actividad de los puertos argentinos es menor a la de muchos otros puertos del mundo y la mayoría de los buques comerciales que arriban al país proviene de países vecinos, por lo cual es poco probable que las especies marinas que llegan a los puertos no estén ya viviendo en nuestras aguas. Además, las condiciones costeras de Argentina se caracterizan por aguas frías, turbulentas y con relativamente pocos sustratos duros (Boltovskoy et al., 2011; Correa y Almada, 2013). Muchos de los organismos introducidos que han logrado establecerse a lo largo de la costa argentina son de origen incierto (Schwindt, 2008; Bortolus et al., 2015). Algunos pocos se han vuelto invasores, como el cirripedio *Balanus glandula*, el poliqueto serpulido *Ficopomatus enigmaticus*, la ostra *Crassostrea gigas* y el alga *Undaria pinnatifida* (Orensanz et al., 2002; Casas et al., 2004; Schwindt, 2008).

En las aguas interiores se estima que hay alrededor de 40 especies introducidas, principalmente peces y moluscos, aunque esta información está desactualizada (Vigliano y Darrigran, 2002).

1.2. Vectores de las especies introducidas

La introducción de organismos puede darse de forma accidental o deliberada.

La introducción accidental puede ocurrir a través de vectores asociados con personas, mascotas o mercadería, como es el caso de muchos insectos y otros invertebrados, y también por el traslado involuntario de semillas, esporas, brotes u otras estructuras. En el caso de los animales, la introducción accidental está generalmente relacionada con el transporte internacional (comercio, viajes y turismo, incluyendo las mercaderías y sus embalajes). También la silvicultura y el comercio de productos madereros es una vía de ingreso de especies exóticas muy importante (especialmente insectos y patógenos; Piel et al., 2008; Hulme et al., 2009).

Durante la prehistoria los humanos contribuyeron a estos desplazamientos llevando consigo aquellas plantas y animales que utilizaban para su sustento

(cultivos, ganado, aves), así como, involuntariamente, muchos otros organismos asociados a las personas y sus pertenencias (parásitos, comensales, etc.). Algunos de los ejemplos más emblemáticos son los de la dispersión mundial de la rata negra (*Rattus rattus*) y el ratón (*Mus musculus*), tanto por tierra como por mar, que comenzaron varios milenios atrás.

Hacia el siglo XV los humanos comenzaron a realizar travesías oceánicas mayores y más frecuentes, sobre todo entre Eurasia y América. La colonización europea del Continente Americano está asociada con un sinnúmero de plantas y animales domesticados que accedieron a territorios a los cuales no habían podido llegar anteriormente. Este fenómeno fue descrito como el “*Columbian Exchange*” (Nunn y Qian, 2010), afectando tanto al continente americano, como a Eurasia. La papa, mandioca, pimientos, batata, maíz, tomate, ananá, caucho, tabaco fueron importadas de América. De Eurasia a América se llevaron, entre otros, café, caña de azúcar, arroz, trigo, cebada, cítricos, uvas, bananas, y muchos animales domesticados, como el caballo, cerdos, cabras y bovinos. Estos intercambios fueron muy positivos para el bienestar humano en ambos continentes, pero también involucraron la transmisión de patógenos. Los colonizadores trajeron a América la viruela, el sarampión, la varicela, la fiebre tifoidea, la malaria, la peste bubónica y el cólera (se estima que más del 80% de los aborígenes americanos fueron diezmados por estas enfermedades). De América a Eurasia llevaron la sífilis.

A diferencia de las introducciones accidentales, en las deliberadas se toman medidas para garantizar la supervivencia de los organismos en tránsito y, muy frecuentemente, esta protección continúa en el nuevo ambiente (Mack et al., 2000). En el caso de los vegetales, las introducciones deliberadas más usuales son las de plantas cultivadas con propósitos de consumo o medicinales, así como las especies ornamentales (Kornas, 1990; Hulme, 2015). En el caso de los animales se destacan las introducciones con interés ganadero y las aves de corral, el comercio de mascotas, la introducción y cría para la caza o la pesca, y otros, que a su vez facilitan la dispersión de sus epibiontes y parásitos (Cox, 2002). El control biológico de las plagas y la polinización de los cultivos es otra

fuelle de introducciones deliberadas importante (Ruiz y Carlton, 2003; Myers y Cory, 2017).

Existen múltiples vías de dispersión de las especies. Algunas, como el viento y las corrientes oceánicas y de los ríos generan rutas naturales. Sin embargo, los canales artificiales, carreteras y ferrocarriles son algunos ejemplos de corredores de hábitat que ayudan a dispersar organismos de manera asistida, facilitando las introducciones biológicas (Van der Windt y Swart, 2008).

Las vías más importantes de introducción de especies acuáticas son las bioincrustaciones en los cascos de los buques (Gollasch, 2002; Sylvester y MacIsaac, 2010; Sylvester et al., 2011) y, principalmente, el agua de lastre (Hallegraeff y Bolch, 1992; McCarthy y Crowder, 2000; Grigorovich et al., 2003; Gregg et al., 2009).

La dispersión por incrustaciones biológicas en los cascos de las embarcaciones es un fenómeno que ocurre hace milenios, desde que el ser humano comenzó a trasladarse y transportar mercaderías por ríos, mares y océanos. Muchos organismos (esponjas, cirripedios, ascidias, algas, moluscos, etc.) tienen la capacidad de fijarse a sustratos duros, como los cascos de las embarcaciones, boyas, plataformas petroleras, etc. (Fig. 3), y soportar el transporte de miles de kilómetros de distancia. Además de facilitar la introducción de animales y plantas, sobre todo costeros, entre puntos muy lejanos, estas bioincrustaciones provocan una reducción de la eficiencia en la velocidad de los buques afectados, el aumento de la turbulencia y el peso de los barcos, la disminución del flujo laminar y la capacidad de carga, y un aumento en los costos operativos (Mendoza et al., 2014). Para mitigar estos problemas, los cascos son tratados con pinturas anti-incrustantes (Costa et al., 2008), disminuyendo, también, el traslado involuntario de especies exóticas. Las incrustaciones biológicas sobre los cascos de los buques han transportado organismos marinos en todo el mundo durante siglos, pero este vector es menos frecuentemente importante para las plantas y animales de agua dulce (Carlton y Hodder, 1995; Cohen y Carlton, 1995).

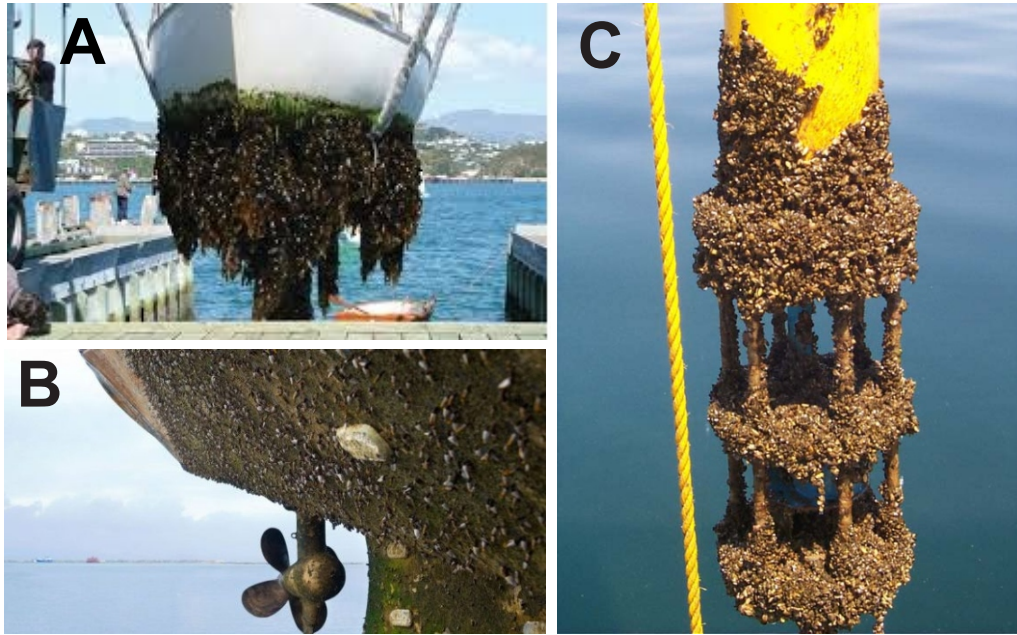


Fig. 3. Bioincrustaciones en distintas estructuras de embarcaciones y objetos sumergidos.

El agua de lastre agudizó el problema de las introducciones acuáticas, y también volvió vulnerables a las aguas dulces al posibilitar el transporte intercontinental de especies de aguas interiores sin exponerlos a los efectos letales del contacto prolongado con el agua salada. Además, es una vía de translocación mucho menos selectiva, ya que no requiere que los animales o plantas cuenten con estructuras de fijación.

El agua de lastre se carga y descarga en los tanques de lastre para compensar la carga transportada y el consumo de combustible, y asegurar la estabilidad y maniobrabilidad en navegación. Típicamente, un buque sin carga compensa su falta de peso llenando los tanques en el puerto de origen y descargándola en el o los puertos de destino, a medida que va aumentando su peso con carga útil. Se estima que más de 10 mil millones de toneladas de agua de lastre se descargan anualmente en aguas distantes de su origen, transportando más de 40 mil especies por día. Junto con el lastre se evacúa también la flora y fauna del puerto de origen. Gran parte de estos organismos mueren por el camino, y otros no se adaptan a las condiciones del ambiente donde son liberados. Pero algunos sobreviven el viaje (ya sea en forma de organismos adultos, estadios larvales o reproductivos, como esporas o semillas), y si se encuentran con un ambiente propicio en el lugar donde fueron liberados, se establecen en él (Carlton y Geller, 1993; Cohen y Carlton, 1995; Fig. 4).

Este problema fue reconocido décadas atrás, y se han propuesto medidas para su mitigación. Inicialmente, la Organización Marítima Internacional elaboró protocolos consistentes en el recambio del agua de lastre en altamar, evitando, de esta forma, el traslado de especies costeras o de agua dulce de un puerto a otro (Fig. 4). Este procedimiento no representaría un amenaza ya que las especies que habitan en altamar no son un riesgo para los ambientes costeros y de agua dulce (Ávila Velandia, 2016). Sin embargo, dada su baja eficiencia, el recambio de agua de lastre en altamar está siendo reemplazado por normas más estrictas que involucran la eliminación de los organismos viables antes de deslastrear (Fig. 4).

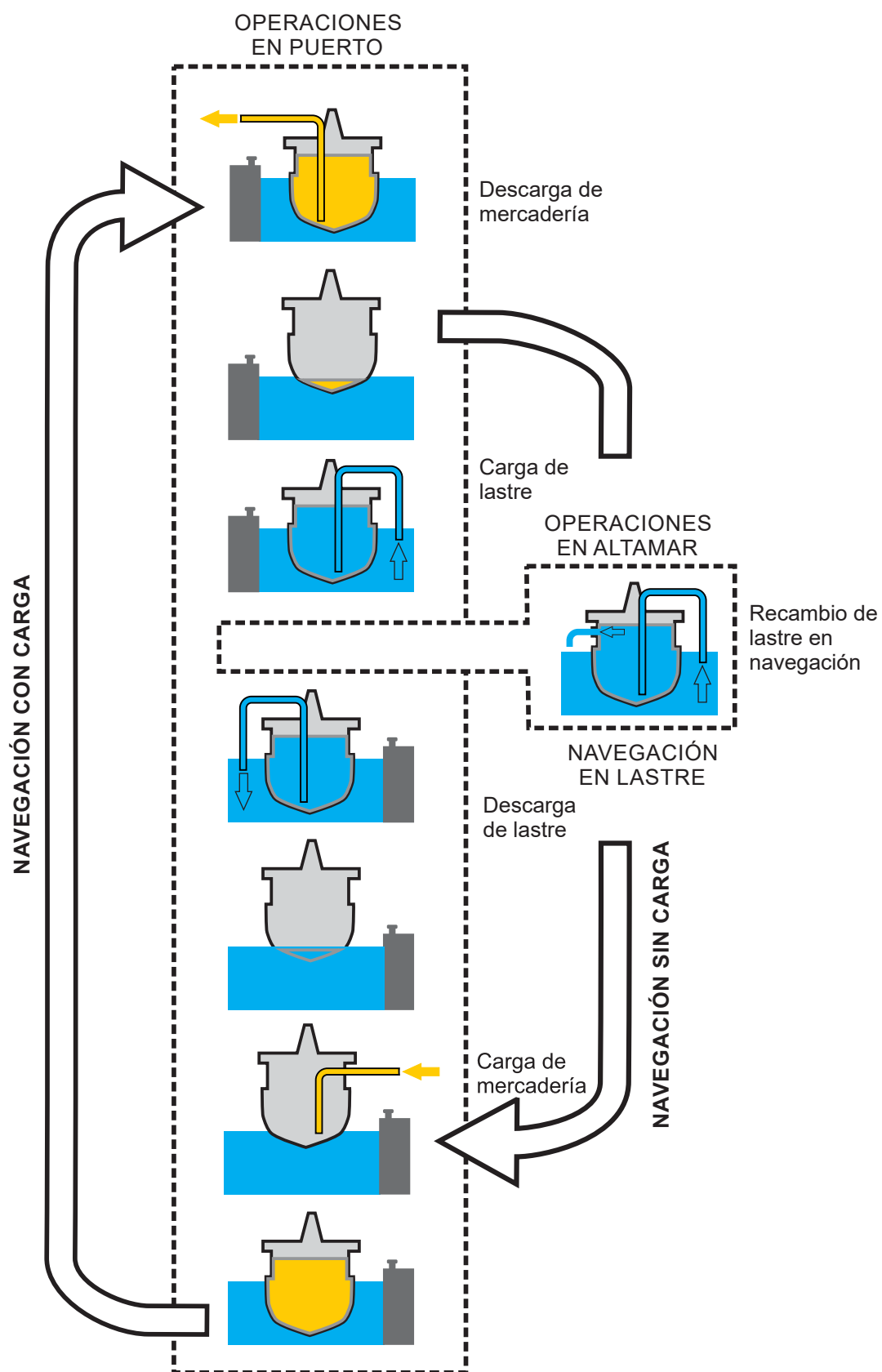


Fig. 4. Esquema simplificado de las operaciones de carga y descarga de mercaderías y de agua de lastre en puerto, y recambio de agua de lastre en altamar. Modificado de Ávila Velandia (2016).

El agua de lastre es el vector de mayor importancia para la introducción de casi 200 especies exóticas en los Grandes Lagos (EEUU-Canadá), incluyendo algunas con impactos muy importantes, como la lamprea (*Petromyzon marinus*), parásito de peces, y de los mejillones cebra (*Dreissena polymorpha*) y quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*), oriundos de la zona del Mar Caspio (sur de Rusia). Actualmente estos bivalvos están presentes en gran parte de América del Norte, desde Canadá hasta el Golfo de México, y desde las costas del Atlántico hasta las del Pacífico (Benson, 2014), donde generan impactos importantes tanto sobre los ecosistemas acuáticos invadidos, como sobre las actividades humanas. También *Limnoperna fortunei* seguramente ingresó a través del Río de la Plata con agua de lastre.

Si bien las principales vías de introducción de especies acuáticas son el agua de lastre y las bioincrustaciones, también la acuicultura ha tenido un papel importante en el ingreso de especies exóticas, incluyendo a los parásitos y patógenos de los organismos cultivados (Naylor y Burke, 2005), siendo responsable de casi el 40% de los registros de especies introducidas en el mundo (según FAO - Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). Por esta vía se han introducido peces (carpas, truchas y salmones, tilapia, bagres, etc.), crustáceos, anfibios, etc. El acuarismo y la pesca deportiva son otras de las actividades con fuertes impactos sobre las introducciones biológicas deliberadas de organismos acuáticos (Taylor et al., 1984; Crossman y Cudmore, 2000; Baker et al., 2004; Semarnat, 2005; Burgiel et al., 2006).

1.3. Morfología general, modo de vida e impactos de *Limnoperna fortunei*

Limnoperna fortunei (Fig. 5), es un bivalvo de agua dulce de la familia Mytilidae, también llamado mejillón dorado debido al color dorado-amarronado de sus valvas. En la adultez, el mejillón puede alcanzar hasta 50 mm de longitud, pero lo más habitual es que llegue a 20 y 30 mm, tamaño que alcanza aproximadamente luego de dos años de vida (Morton, 1977). Este bivalvo es dioico, y a diferencia de la mayoría de las especies que habitan los ríos posee

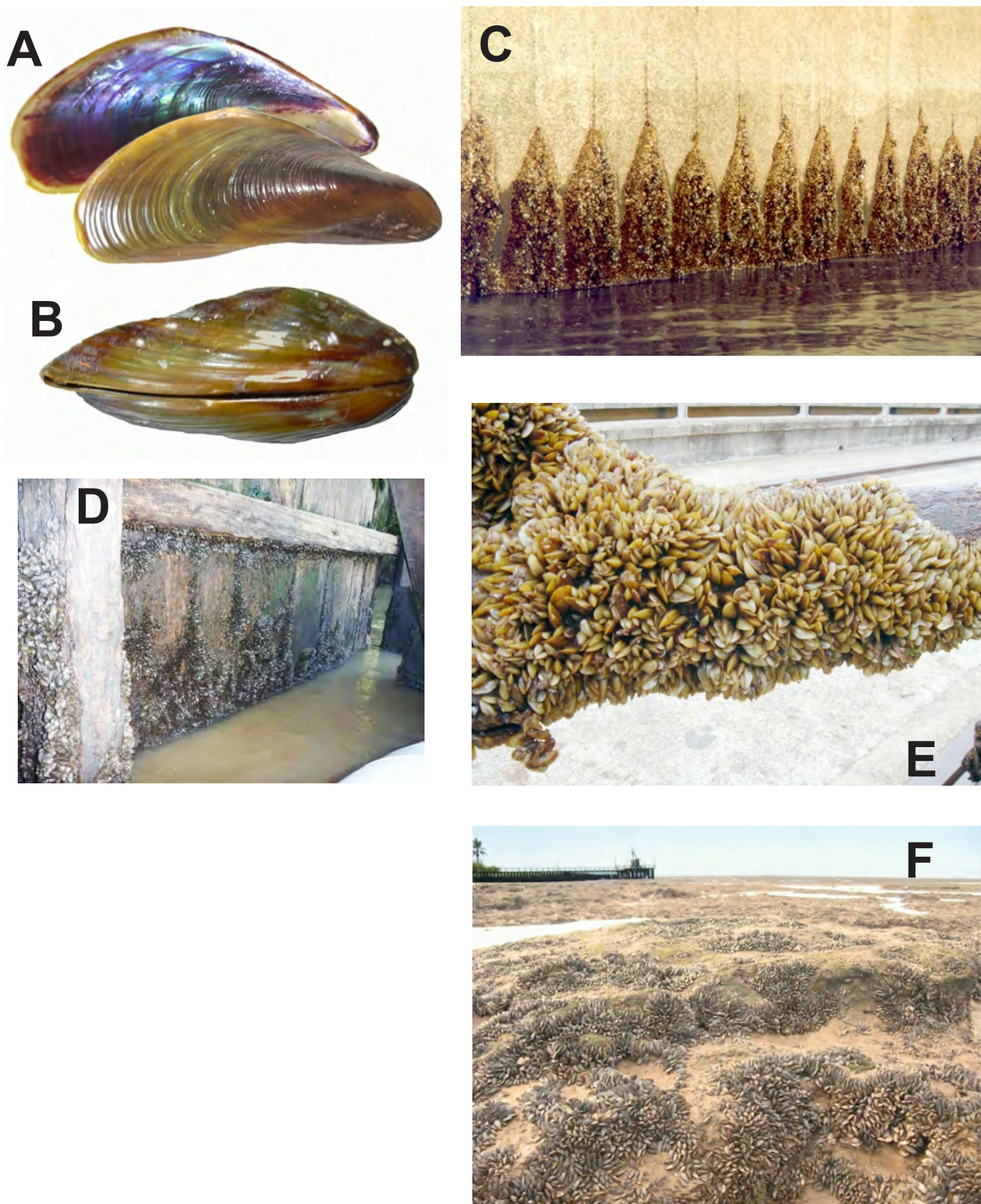


Fig. 5. Aspecto general de las valvas de un ejemplar aislado de *Limnoperna fortunei* adulto de aproximadamente 27 mm de largo (A: vista lateral interior y exterior, B: vista ventral), y bancos sobre diferentes sustratos en el Río Luján (C-D), en el Embalse de Salto Grande (E), y en la costa del Río de la Plata (F).

una larva velígera planctónica que facilita su dispersión corriente abajo. Luego de una metamorfosis que dura entre 20 y 30 días, esta larva se fija a un sustrato duro mediante el bisco (Cataldo et al., 2005a).

En Sudamérica, la reproducción de *L. fortunei* se da principalmente durante la primavera y el verano (ver Capítulo 2). En los períodos restantes, la densidad de larvas en el agua disminuye considerablemente y durante el invierno pueden estar ausentes (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Cataldo y Boltovskoy, 2000; Boltovskoy et al., 2009; Boltovskoy, 2015b). La reproducción del mejillón está principalmente regulada por la temperatura del agua (Boltovskoy et al., 2009; 2015b): a temperaturas inferiores a los 14-18°C tiende a interrumpirse la producción de larvas (Cataldo y Boltovskoy, 2000; Nakano et al., 2010a). Sin embargo, hay otros factores que probablemente afecten la reproducción de este bivalvo, tales como el pH, la salinidad, y el oxígeno disuelto (Morton, 1982), los niveles de calcio, la velocidad del agua, los sólidos en suspensión y las concentraciones de clorofila (Oliveira et al., 2011), aunque los efectos de estas variables son generalmente menos importantes. de especies (da et al., 2010

El mejillón dorado vive naturalmente formando conglomerados de hasta $>200.000 \text{ ind.m}^{-2}$ (Sylvester et al., 2007a; Spaccesi y Rodrigues Capítulo, 2012) (Fig. 5 C, D y F), y aunque puede habitar a profundidades de más de 20 m (Nakano et al., 2010a, 2010b; Brugnoli et al., 2011), generalmente se lo encuentra en aguas someras, sobre sustratos duros.

Por su amplia distribución y altas densidades poblacionales, *L. fortunei* se ha asociado con importantes efectos sobre los ambientes invadidos, incluyendo la clarificación del agua debido al pastoreo sobre las partículas orgánicas, facilitación de las macrófitas y del perifiton, modificación de las concentraciones y proporciones de nutrientes, disminución en la biomasa del fitoplancton y, ocasionalmente, aumento de las floraciones de cianobacterias, aumento en las tasas de sedimentación y contenido de materia orgánica en los sedimentos, aumento de la abundancia y diversidad de invertebrados bentónicos, y suministro de alimento para larvas y peces adultos (Cataldo, 2015b; Boltovskoy

y Correa, 2015; Paolucci y Thuesen 2015; Tokumon et al., 2018; González Bergonzoni et al., 2020; Rosa et al., 2021).

Los efectos sobre las comunidades bentónicas son significativos. Si bien se han reportado algunos impactos negativos en las poblaciones de invertebrados, la mayoría de los estudios encontraron efectos de facilitación. Sylvester et al. (2007b) observó que el establecimiento de *L. fortunei* aumenta la abundancia y biomasa de los invertebrados bentónicos ya que los lechos de mejillones aumentan la capacidad de carga de los hábitats colonizados y también frecuentemente aumentan la cantidad de especies (Kapusta y Fagundes de Freitas, 2012). Los lechos de mejillones crean un hábitat para especies que de otra manera serían infrecuentes en el medio ambiente, proporcionándoles refugio y alimento (heces y pseudoheces del bivalvo; Burlakova et al., 2012). Sin embargo el aumento en la riqueza de especies no siempre implica un aumento en la diversidad (número y proporción de especies), dado que también se observó que en presencia del bivalvo la diversidad disminuye y se homogeneiza la fauna de las comunidades bentónicas (Karatayev et al., 2010; Armendáriz et al., 2011; Sardiña et al., 2011).

Otro beneficio para las comunidades bentónicas y los peces nativos es que el mejillón se ha convertido en un recurso alimentario importante. Las preferencias de alimentación son flexibles y a menudo dependen del recurso más disponible. En la cuenca del Río de la Plata muchas especies de peces se alimentan activamente de mejillones adultos o de sus larvas, que frecuentemente son energéticamente más rentables que las presas nativas (Cataldo, 2015b; Paolucci y Thuesen, 2015; González-Bergonzoni et al., 2020).

Además de los efectos sobre la biota, que frecuentemente son positivos para algunas comunidades y negativos para otras, la rápida propagación de *L. fortunei* ha producido importantes impactos netamente negativos en la mayoría de las plantas industriales y de producción de energía que utilizan agua de los cuerpos (ríos, lagos, embalses) invadidos, generalmente para refrigeración. Los problemas más acuciantes son los taponamientos producidos por las incrustaciones de bancos del bivalvo en cañerías, filtros, rejas e

intercambiadores de calor (Boltovskoy et al., 2006). Estas obstrucciones causan pérdidas de presión, sobrecalentamiento y corrosión (Fig. 6; Boltovskoy et al., 2015a), y requieren costosas tareas de mantenimiento. En América del Sur, la gran mayoría de las plantas impactadas por las incrustaciones de mejillones se ubican a lo largo del estuario del río de la Plata y los ríos Paraná-Paraguay-Uruguay (centrales hidroeléctricas, térmicas y nucleares). En Brasil, también se han observado efectos nocivos sobre las instalaciones de cultivos de peces (Ayroza de Rezende et al., 2019).

1.4. Ingreso y distribución de *Limnoperna fortunei* en América del Sur, mecanismos de su expansión y proyecciones futuras

Limnoperna fortunei fue introducido en el estuario del Río de la Plata (Argentina) proveniente del Sudeste de Asia alrededor de 1990, muy probablemente con el agua de lastre (Pastorino et al., 1993). Su posterior dispersión en las aguas interiores de Sudamérica seguramente está principalmente asociada a su fijación a los cascos de barcos y barcasas de las rutas de navegación a lo largo de la Hidrovía Paraná-Paraguay, y del Río Uruguay (Boltovskoy, 2015b).

El modelo propuesto para explicar esta rápida expansión geográfica es el de dispersión aguas arriba “a saltos” (MacIsaac et al., 2001). Este mecanismo involucra que los mejillones adultos se fijan mediante el biso a los cascos de las embarcaciones, ya sea comerciales o recreativas, avanzando de esta manera contra la corriente. Eventualmente, *L. fortunei* desova, y sus larvas de vida libre derivan aguas abajo con la corriente asentándose algunos kilómetros río abajo (Fig. 7; Boltovskoy et al., 2006). Este mecanismo ha permitido al mejillón dorado dispersarse río arriba a una velocidad de aproximadamente 240 km por año a lo largo de los ríos Paraná-Paraguay (Darrigran y Damborenea, 2011), gracias a la intensa navegación comercial a lo largo de la Hidrovía. En el Río Uruguay, por otro lado, donde la navegación comercial es mucho más restringida, el avance hacia el norte ha sido más lento (Boltovskoy et al., 2006).

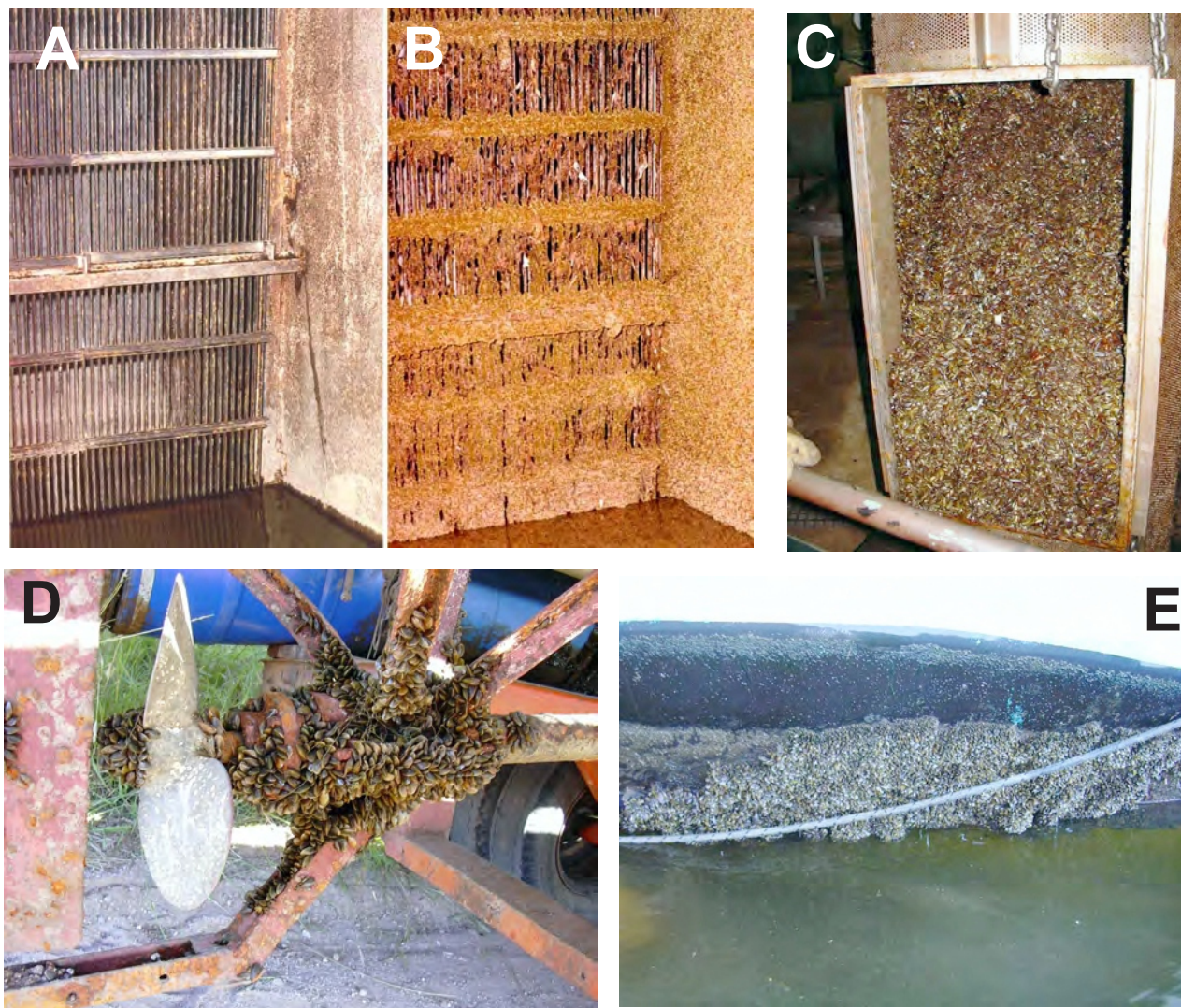


Fig. 6. Incrustaciones de *L. fortunei* en instalaciones industriales y otras estructuras hechas por el hombre. Reja de acero de protección en la toma de agua cruda en la central nuclear Atucha I (Argentina), limpia (A) y luego de varios meses sin mantenimiento (B). C: Filtros taponados de una unidad de enfriamiento de un transformador, planta hidroeléctrica de Salto Grande (Argentina/Uruguay). D: Eje, hélice y estructuras de soporte de una embarcación recreativa en el Embalse de Río Tercero (Argentina). E: Incrustaciones en el casco de un velero (Embalse de Río Tercero, Argentina). De Boltovskoy et al. (2015a).

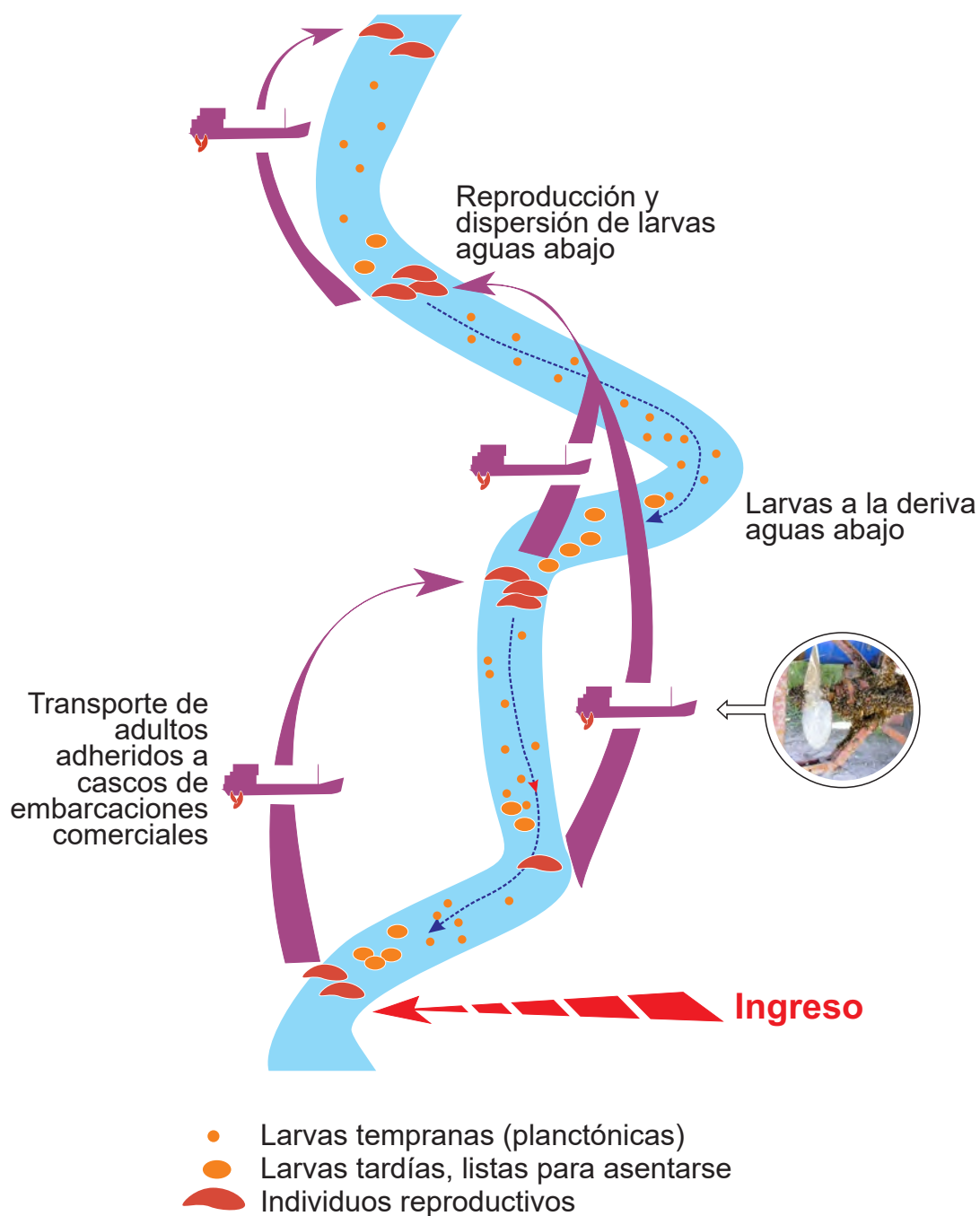


Fig. 7. Representación esquemática del mecanismo de dispersión “a saltos” empleado por *L. fortunei* en el sistema del Paraná-Paraguay. Los adultos se desplazan aguas arriba adheridos a los cascos de las embarcaciones que navegan hacia el norte, producen larvas, y éstas descienden con la corriente. Modificado de Boltovskoy et al. (2006).

Actualmente, *L. fortunei* es un componente dominante de las comunidades bentónicas en dos cuencas mayores (Río de la Plata y São Francisco), así como varias cuencas menores (Guaíba, Tramandaí, Patos–Mirim, Mar Chiquita) en Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay (Fig. 8; Oliveira et al., 2015; Barbosa et al., 2016; Boltovskoy et al., 2022a). La colonización de las otras cuencas fluviales mayores de América del Sur, como el Amazonas, Orinoco y Magdalena, y de América Central y América del Norte es, probablemente, inevitable (Kluza y McNyset, 2005; Oliveira et al., 2010a; Oliveira et al., 2010b; Boltovskoy, 2015b).

La rapidez en la dispersión de *L. fortunei* en Sudamérica es resultado de varios factores, incluyendo un estadio de larva planctónica de vida libre, adultos sésiles fijados a un sustrato mediante el biso, la capacidad de soportar varios días fuera del agua, la presencia de embalses, y el tráfico fluvial (Boltovskoy, 2015b). La gran mayoría de los invertebrados de agua dulce carece de larvas planctónicas de vida libre como adaptación para evitar su expatriación al mar (López, 1988). Por otro lado, la existencia del biso es excepcional en los bivalvos de agua dulce, ya que la enorme mayoría viven enterrados en el fango (McMahon y Bogan, 2001; Pereira et al., 2014). En el caso de *L. fortunei*, la larva planctónica facilitó la dispersión con la corriente, el biso la dispersión contra la corriente, la capacidad de sobrevivir varios días fuera del agua contribuyó a su dispersión por tierra (adherida a cascos de embarcaciones recreativas trasladadas de una cuenca a otra), y los numerosos embalses son semillero de poblaciones (Boltovskoy et al., 2015b).

En Argentina, la presencia del bivalvo abarca prácticamente toda la cuenca del Río de la Plata, así como la de Mar Chiquita (endorreica). Sin embargo, no ha colonizado algunos tributarios de los ríos Paraguay y Paraná (Bermejo, Pilcomayo, Salado del Norte), seguramente por su alta carga de material inorgánico sólido en suspensión y/o por la elevada salinidad (Darrigran et al., 2011; Tokumon et al., 2015). El bivalvo no fue registrado en ninguno de los ríos mayores desde el sur de la Provincia de Buenos Aires hasta Tierra del Fuego (Colorado, Negro, Chubut, Santa Cruz, Gallegos; Depetris et al., 2005), seguramente porque, si bien la temperatura de sus aguas puede no ser un



Fig. 8. Distribución de *L. fortunei* en Sudamérica (círculos rojos y área rosada). Se indican las cuencas hidrográficas mayores, no colonizadas (letras negras) y colonizadas (letras rojas).

factor limitante, estos ríos no son navegables, lo que dificulta las posibilidades de dispersión aguas arriba. Dada su área de distribución actual (Fig. 9 A) y las características de los cuerpos de agua donde logró prosperar, es claro que el rango que abarca *L. fortunei* es limitado por factores fisiográficos y antrópicos, y no por sus requisitos ecológicos, ya que el mejillón dorado es extremadamente tolerante a un amplio espectro de condiciones ambientales (Karatayev et al., 2007a; 2010).

Es interesante señalar que hasta ahora no se ha documentado la presencia de *L. fortunei* en los cuerpos de agua dulce ubicados en el centro y sur de la Provincia de Buenos Aires, incluyendo el sistema de las encadenadas de Chascomús y otros similares. Es probable que la limitación en la dispersión de esta especie no esté relacionada con la calidad del agua, sino más bien con factores asociados a su desarrollo. A pesar de que la presencia de larvas planctónicas facilita su desplazamiento aguas abajo, es necesario contar con mecanismos que permitan a los adultos o larvas avanzar contra la corriente, ya que de lo contrario sus poblaciones podrían ser enteramente expatriadas hacia el mar o cuerpos de agua endorreicos, generalmente caracterizados por su alta salinidad. En los grandes ríos de la cuenca del Río de la Plata este desplazamiento aguas arriba está dado por la navegación recreativa y, principalmente, comercial, donde los adultos remontan la corriente adheridos a los cascos de las embarcaciones. Este tipo de navegación está ausente o es muy limitada en los ríos y lagunas del centro y sur de la Provincia de Buenos Aires. Alternativa y/o complementariamente, la presencia de cuerpos lénticos (lagos, lagunas, embalses) a lo largo de los ríos colonizados puede actuar como semillero para el mantenimiento de poblaciones agua abajo. Si bien este tipo de potenciales semilleros (las lagunas) es común en estos cuerpos de agua, la presencia de sustratos sólidos es escasa, situación que también puede limitar sensiblemente las posibilidades de su colonización por parte del molusco, aunque la vegetación acuática, muy abundante en muchos de estos ambientes, también puede ser utilizada como sustrato de asentamiento. Obviamente, el hecho de no haber sido registrado en estos ambientes no implica que no pueda colonizarlos (y, tampoco que no esté ya presente en ellos, pero no haya sido observado todavía).

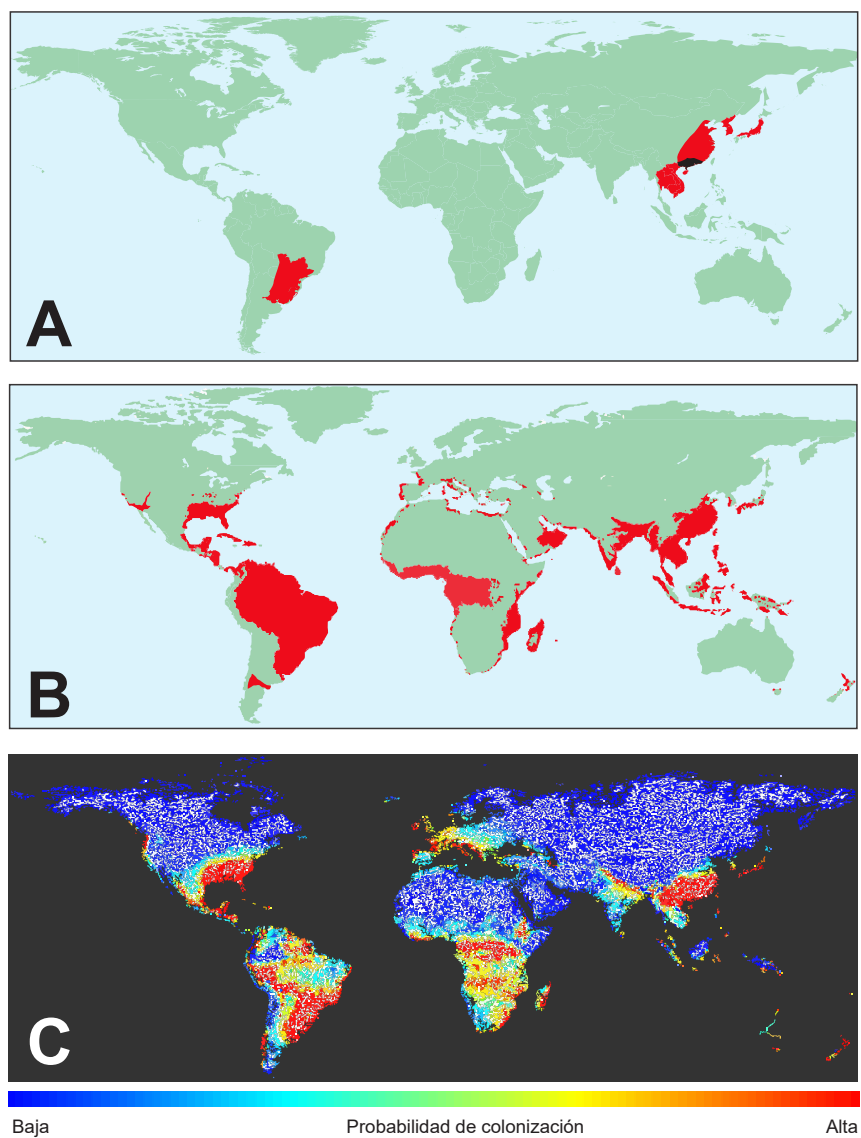


Fig. 9. Área nativa de *L. fortunei* (A, zona negra), su rango de dispersión actual (A, áreas rojas) y proyecciones de su expansión potencial futura (B: según Kluza y McNyset, 2005; C: según Campos et al., 2014). Modificado de Boltovskoy (2015b).

Se han ensayado modelos de la distribución mundial que podría alcanzar *L. fortunei* (Fig. 9 B y C; Kluza y McNyset, 2005; Campos, 2014; Campos et al., 2014; Boltovskoy, 2015b; Mackie y Brinsmead, 2017). Estos modelos sugieren que el mejillón dorado podría colonizar todo el continente americano, pero no toman en consideración las limitaciones asociadas con sus larvas planctónicas, que a su vez requieren de ríos navegables, por lo que gran parte de su expansión pronosticada es poco probable, al menos en el corto plazo. Esto sugiere que la expansión del mejillón tiene limitantes de importancia, y que la transferencia entre cuencas hidrográficas es compleja.

1.5. Comentarios finales

El ingreso de una especie introducida no implica necesariamente una invasión biológica, y una introducción inicialmente exitosa puede ser eliminada rápidamente por una multitud de factores ambientales o bióticos (Mack, 1995; Mack et al., 2000). La progresión de especie introducida a especie invasora a menudo implica una fase de retardo que incluye el establecimiento y la dispersión local, seguido de un aumento exponencial en la abundancia (Richardson et al., 2000; Kolar y Lodge, 2001) que continúa hasta que la especie alcanza un tope y la tasa de crecimiento poblacional decae (Mack, 1985; Cousens y Mortimer, 1995).

Las consecuencias de las invasiones biológicas son muy variables. Si bien el argumento dominante en la especialidad es que las especies invasoras en general tienen efectos fuertes y perjudiciales sobre el medio ambiente y sobre los intereses humanos, esta noción es discutida por un número creciente de expertos (Boltovskoy et al., 2022a; Burlakova et al., 2023). No hay dudas de que hay una gran cantidad de especies invasoras que, efectivamente, alteran desfavorablemente procesos ecológicos fundamentales y las características de los ecosistemas invadidos (nutrientes, ciclicidad, productividad, etc.; Bertness, 1984; Vitousek, 1990; D'Antonio y Vitousek, 1992; Vitousek et al., 1996), amenazan la biodiversidad (Walker y Steffen, 1997), la producción de bienes y

servicios, y la salud de los seres humanos (Soulé, 1992). Sin embargo, es común que esta concepción englobe, directa o tangencialmente, a todas las especies introducidas bajo el mismo rótulo, considerando su mera presencia como nociva, y la designación de "invasiva" como equivalente a perjudicial (Davis, 2009; Russell y Blackburn, 2017). Esto ha generado una dicotomía "nativo bueno, no nativo malo" (Goodenough, 2010). Los motivos de esta tendencia son múltiples, y fueron analizados repetidamente (e.g., Davis, 2009; Thompson, 2014; Orion, 2015; Pearce, 2015; Guiaşu, 2016; Jernelöv, 2017; Boltovskoy et al., 2018; Correa et al., 2021; Boltovskoy et al., 2022b). En muchos casos parecería responder al objetivo de lograr una mayor visibilidad e impacto, que a su vez están relacionadas con las chances de la aceptación de los trabajos en revistas científicas, así como con las de obtener recursos de organismos de financiación de la ciencia. Sin embargo, esto sugiere que las amenazas planteadas por las especies introducidas son exageradas (Vimercati, 2020).

Muchos desacuerdos provienen del hecho que los efectos de las introducciones biológicas dependen del contexto, es decir, que los impactos están asociados con las especies y las áreas (de origen y destino) involucradas (Pantel et al., 2017). En la medida en que cada especie introducida representa un nuevo componente de una extremadamente compleja comunidad o ecosistema, invariablemente tendrá consecuencias tanto beneficiosas como perjudiciales (según la perspectiva del hombre), que normalmente varían en el tiempo y el espacio (Boltovskoy et al., 2018). Evaluar el tamaño y el signo (negativo o positivo) del efecto de una especie introducida dista de ser una tarea sencilla; la enorme mayoría tienen efectos mixtos, positivos para algunos procesos o especies nativas, y negativos para otros (Boltovskoy et al., 2018).

2. Evolución temporal de la colonización de *Limnoperna fortunei*: reclutamiento, patrones de abundancia y biomasa, crecimiento individual y predación

Resultados parcialmente publicados en: Duchini, D., D. Boltovskoy, y F. Sylvester. 2018. The invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in South America: multiannual changes in its predation and effects on associated benthic invertebrates. *Hydrobiologia* 817:1–16.

2.1. Introducción

2.1.1. Pulsos reproductivos y reclutamiento de *L. fortunei*

En América del Sur, los meses de mayor producción larvaria del mejillón dorado varían espacial e interanualmente, pero el patrón más usual es el de un primer pico reproductivo a fines de la primavera-principios del verano, alrededor de noviembre a diciembre, y un segundo pico en febrero-marzo. En los meses restantes, la abundancia de larvas en el agua disminuye significativamente (Cataldo y Boltovskoy, 2000; Boltovskoy et al., 2015b). Las mayores densidades de larvas registradas para *L. fortunei* son de alrededor de 100.000 ind. m⁻³ en el Río de la Plata (Darrigran et al., 2007) y en el Lago Ohshio, en Japón (Nakano et al., 2010a), pero estos valores son excepcionales. Durante los meses de máxima reproducción las densidades larvares normalmente oscilan entre 6.000 y 7.000 ind. m⁻³, mientras que en junio-septiembre, disminuyen a <1.000 ind. m⁻³ (Boltovskoy et al., 2015b). En Japón, en el verano se alcanzan valores de densidad de 20.000–35.000 ind. m⁻³ (Magara et al., 2001; Nakano et al., 2010a), pero las larvas desaparecen durante cerca de 10 meses del año.

Si bien en América del Sur los ciclos larvales muestran una reproducción casi continua de primavera a otoño con los dos picos mencionados (Cataldo y Boltovskoy, 2000; Boltovskoy et al., 2015b), el estudio histológico de la

maduración de las gónadas sugiere que hay varios pulsos reproductivos discretos, a veces incluso en la mitad del invierno (Morton, 1982; Darrigran et al., 1999; Darrigran et al., 2003). Las discrepancias entre estudios de larvas en el agua y estudios gonadales seguramente se deben a que los ciclos larvales medidos en el agua son la sumatoria de la reproducción de bancos de mejillones dispersos a lo largo de áreas más o menos extensas, mientras que los datos gonadales identifican la maduración y el desove de individuos aislados (Boltovskoy et al., 2015b). En efecto, las larvas capturadas en un sitio determinado son producto de la reproducción de adultos ubicados hasta varios cientos de kilómetros aguas arriba, por lo que una muestra de plancton integra la reproducción de varios millones de mejillones en decenas a miles de bancos. En una especie de fecundación externa cuyo hábitat cubre miles de kilómetros, el desove sincrónico es la explicación más convincente del enorme potencial reproductivo evidenciado por las densidades larvales que alcanza este bivalvo.

2.1.2. Evaluación temporal de las poblaciones de *L. fortunei* mediante el estudio de cohortes

Varios estudios han estimado el crecimiento del mejillón dorado mediante el uso de datos de distribución de tallas a lo largo del tiempo, permitiendo estimar tanto el reclutamiento como el crecimiento del animal. Estos análisis, que utilizan el seguimiento de cohortes sucesivas, son una técnica poderosa para la interpretación de datos poblacionales, pero requieren que los eventos de reproducción sean más o menos discretos en el tiempo (Edmondson y Winberg, 1971; Sparre y Venema, 1998). En *L. fortunei*, estos eventos reproductivos son más extendidos en el tiempo, complicando la identificación de cohortes en poblaciones naturales. La alternativa que permite sortear este problema, al menos parcialmente, es el análisis de la colonización y crecimiento sobre sustratos artificiales que permiten definir un tiempo cero con certeza, descartando todas las clases de tamaño anteriores a la fecha de instalación de los sustratos (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Nakano et al., 2011). En consecuencia, permite la identificación de los individuos que nacen aproximadamente al mismo tiempo (una cohorte), y el seguimiento del aumento

de tamaño de los individuos a través del tiempo (Nakano et al., 2015a). En muestras obtenidas de sustratos naturales, cuyo tiempo cero no se conoce, la identificación de cohortes discretas es mucho más compleja (Iwasaki y Uryu, 1998; Maroñas et al., 2003). El uso de sustratos artificiales instalados en un cuerpo de agua, que se van recuperando secuencialmente a intervalos preestablecidos, permite la identificación precisa de al menos una, la primera, cohorte reclutada en el sustrato. Sin embargo, aun así, cuando la reproducción es continua, en muestreos subsiguientes esta primera cohorte puede ser progresivamente más difícil de identificar debido a las diferencias individuales en el crecimiento de los mejillones de una misma cohorte y el asentamiento continuo de mejillones nuevos (Boltovskoy et al., 2015b).

La interpretación de los mecanismos que modulan el crecimiento individual y la evolución temporal de la colonización de *L. fortunei* aporta información importante para el desarrollo de estrategias y tratamientos que involucran métodos anti-incrustantes, incluyendo la identificación del momento y la frecuencia ideales para llevar a cabo los tratamientos de control (Boltovskoy et al., 2015b). Estos análisis generalmente se realizan en paralelo con estimaciones de densidades de larvas en la columna de agua, que ayudan a identificar los picos reproductivos.

2.1.3. Predación de *L. fortunei*

A nivel comunitario hay procesos que favorecen y procesos que limitan el éxito de una invasión. Entre los segundos, la “resistencia biótica” de las comunidades receptoras es de particular interés (Stotz et al., 2016). Esta resistencia biótica involucra las interacciones interespecíficas entre el invasor y los residentes, incluyendo la predación, la competencia y el parasitismo (Moyle y Light, 1996; Mitchell y Power, 2003; Von Holle et al., 2003; ver Sección 1.1.).

La adaptación de las presas invasoras a sus nuevos predadores (es decir, la adquisición de estrategias para mitigarla), así como viceversa, puede involucrar grandes diferencias en la resistencia biótica a la invasión de la misma especie

en distintos hábitats, y estas diferencias pueden variar con el tiempo. Aunque los estudios de predadores nativos que consumen especies introducidas son numerosos (e.g., King et al., 2006; Bulté y Blouin-Demers, 2008; Pothoven y Madenjian, 2008), los que comparan los cambios en estas relaciones tróficas en el tiempo son mucho más escasos. Esto proporciona información importante acerca de los efectos de las invasiones a largo plazo, que pueden diferir mucho de las que se observan en los primeros años posteriores a la misma (Jernelöv, 2017; Mehler et al., 2020; Strayer et al., 2020; Burlakova et al., 2021).

2.2. Objetivos e hipótesis

El objetivo general del presente estudio es realizar un trabajo exploratorio, utilizando la predación como modelador a manipular. En particular, en este capítulo analizamos los pulsos reproductivos y la distribución de tallas de las poblaciones con el objetivo de comprobar si la población que colonizó los sustratos experimentales usados para la evaluación de la predación (ver más abajo) y la facilitación de la fauna bentónica (ver Capítulo 3) tuvieron un comportamiento anómalo para el área. Por otro lado, se estudió el patrón de colonización y expansión de los bancos de mejillones sobre los sustratos con el objetivo de determinar la preferencia por los distintos lugares de asentamiento (grietas, ángulos, mallas). También se plantearon como objetivos: evaluar si la presencia de adultos conespecíficos influye sobre la densidad de los reclutas; y evaluar cómo varía esta asociación con los mejillones adultos al aumentar el grado de protección del sustrato. Para esto estudiamos la proporción de reclutas de <1 mm asociados a los bancos de *L. fortunei* adultos con distintos grados de Exclusión de predadores. Finalmente se estudió la abundancia de las poblaciones de *L. fortunei* instaladas en los sustratos con el objetivo de comparar la presión de predación en poblaciones asentadas en distintas épocas del año y a su vez, se compararon estos valores con un estudio realizado 10 años antes con el objetivo de identificar la presión de predación determinando la tendencia, su magnitud y sus causas probables tras 20 años de invasión.

Exploramos las siguientes hipótesis: 1) Las densidades de *L. fortunei* aumentaron entre 2002-2004 y 2012-2014, probablemente por la ampliación de su distribución espacial y, por ende, una mayor cantidad de semilleros de larvas y reclutas; 2) Los mejillones juveniles tendrán preferencia de asentamiento en los ángulos de los sustratos y se asentarán mayormente en contacto con ejemplares conespecíficos pre-existentes, 3) la asociación entre los mejillones juveniles y las poblaciones de *L. fortunei* será más grande cuanto mayor sea el grado de desprotección del sustrato; 4) La presión de predación será mayor en poblaciones instaladas durante períodos de fuerte reclutamiento reproductivo; y 5) El efecto de los predadores sobre *L. fortunei* evoluciona con el tiempo, y su impacto, inicialmente menor, aumenta por la adaptación de los consumidores al nuevo recurso y/o por el aumento en la abundancia de los predadores por la facilitación trófica involucrada.

Si bien el estudio de la dinámica poblacional del mejillón dorado no es el objetivo de este trabajo puesto que hay numerosas investigaciones previas de este proceso (Morton, 1982; Boltovskoy y Cataldo, 1999; Damborenea y Penchaszadeh, 2006; Sylvester et al., 2007a; Boltovskoy et al., 2013; Spaccesi, 2013; Xu et al., 2015; Giglio et al., 2016; Ernandes-Silva et al., 2017; Fabián et al., 2021), consideramos conveniente analizar posibles comportamientos atípicos de las poblaciones instaladas en los sustratos experimentales debido a que, tanto en los alrededores del sitio investigado, como aguas arriba del mismo se observaron poblaciones de *L. fortunei* en algunos cuerpos de agua de Argentina en asociación con floraciones de cianobacterias (Boltovskoy et al., 2013). Si esto hubiera ocurrido en el período de los experimentos llevados a cabo, podrían haberse registrado patrones de reproducción y desarrollo de los bancos anómalos. Por lo tanto, este aspecto del estudio permitió corroborar que el comportamiento de las poblaciones fue similar en los períodos comparados, y que los efectos medidos no fueron afectados por un comportamiento inusual en los patrones reproductivos, de colonización y de crecimiento de la población.

En relación al segundo objetivo, hay varios trabajos que confirmaron la preferencia de *L. fortunei* por asentarse en los ángulos (por ejemplo, en

peceras), y que afirman que los mejillones juveniles dejan de moverse y comienzan a producir el biso cuando entran en contacto con otros individuos (Uryu et al., 1996). Numerosos trabajos analizaron los beneficios que involucra el asentamiento de los reclutas en contacto con la población de mejillones adultos, probablemente debido a la protección que ofrece ante las amenazas abióticas (olas, desecación, desprendimientos) y bióticas (predación).

Debido a la marcada estacionalidad reproductiva de *L. fortunei*, comparamos la presión de predación en poblaciones asentadas en distintas épocas del año. Es esperable que en los sustratos instalados en un período de fuerte reclutamiento reproductivo los mejillones sean ampliamente consumidos desde el inicio, aunque de todas maneras logren formar poblaciones importantes, mientras que los sustratos instalados en una época de menor reclutamiento serán menos exitosos en este sentido debido a la presencia de pocas larvas en el agua y la intensa predación que sufren las tallas menores (Sylvester, 2006). Para ello comparamos series de colonización de sustratos artificiales instalados en diferentes estaciones del año (Serie 1: marzo del 2012; Serie 2: noviembre del 2013) y utilizando métodos idénticos a los empleados en un estudio previo llevado a cabo en 2002-2004 (Sylvester, 2006) ~10 años del ingreso del bivalvo en el Río de la Plata se analizó si el tiempo transcurrido generó cambios en el consumo del mejillón.

2.3. Métodos

2.3.1. Diseño experimental: área del estudio, obtención de las muestras y estimación de la superficie colonizada

Para analizar la evolución temporal de las poblaciones del bivalvo y sus efectos sobre los reclutas juveniles y los invertebrados acompañantes (ver Capítulo 3), se instalaron en el sitio de estudio sustratos experimentales (Fig. 10) para ser colonizados por los mejillones en dos tandas sucesivas de 12 unidades cada una. Los sustratos se colocaron a aproximadamente 1,2 m de la superficie del agua y a 0,5 m del fondo del río Carapacha (Fig. 10 C), suspendidos de un muelle. Los sustratos consistieron en placas cruzadas de PVC que delimitaban

cuatro secciones de 325 cm² cada una. Cada sección quedaba definida por tres placas de PVC, dos laterales rectangulares y una triangular, que formaba el techo del sustrato (Fig. 10). Dos de estas secciones estaban protegidas de predadores por mallas plásticas con poros de 15 y 40 mm, y una tercera estaba desprotegida (Fig. 10 A). La cuarta sección, protegida por una malla de 5 mm, no fue analizada porque era cubierta de sedimentos después de 3-4 meses, y en consecuencia su poblamiento por parte de los bivalvos declinaba drásticamente. Las áreas protegidas con mallas representaban condiciones en las que la predación sobre los colonizadores estaba limitada por el tamaño de las mallas protectoras, mientras que las áreas no protegidas simulaban las condiciones naturales de predación sin restricciones.

La primera tanda de sustratos (Serie 1) cubrió el período 29 de marzo de 2012 (fecha de colocación de los 12 sustratos) al 17 de octubre de 2013 (fecha de extracción del último sustrato retirado); y la segunda (Serie 2) desde el 5 de noviembre de 2014 hasta el 4 de junio de 2014. Los sustratos se retiraron a intervalos de 41-67 días, totalizando 567 (Serie 1) y 576 (Serie 2) días de ensayo (Fig. 11). La Serie 1 cubrió dos inviernos consecutivos y un verano entre ellos; la Serie 2 abarcó dos períodos estivales y un invierno (Fig. 11).

El sitio de estudio estuvo ubicado en el muelle de Cabañas 80 sobre el Río Carapachay, en el delta inferior del Río Paraná, a unos 800 m de su desembocadura en el Río Luján (34.397722° S, 58.594091° O; Fig. 12). El Carapachay es un río de ~10 m de ancho, sin influencia de aguas marinas, con corriente normalmente moderada (~2-3 km h⁻¹), que usualmente drena hacia el Río Luján, aunque en períodos breves (horas) de fuertes crecientes, comúnmente asociados con vientos del este o sudeste, la corriente puede fluir en sentido contrario. En estas condiciones, en función de la fuerza del refluo, el sitio de estudio puede recibir aguas más contaminadas por descargas domiciliarias e industriales provenientes del Río Luján y sus tributarios. El régimen de mareas en este sitio es de alrededor de ±0,5 m, aunque ocasionalmente la acción del viento aumenta este rango a 2-3 m. Por ende, a lo largo del estudio, los sustratos experimentales utilizados pasaron algunos

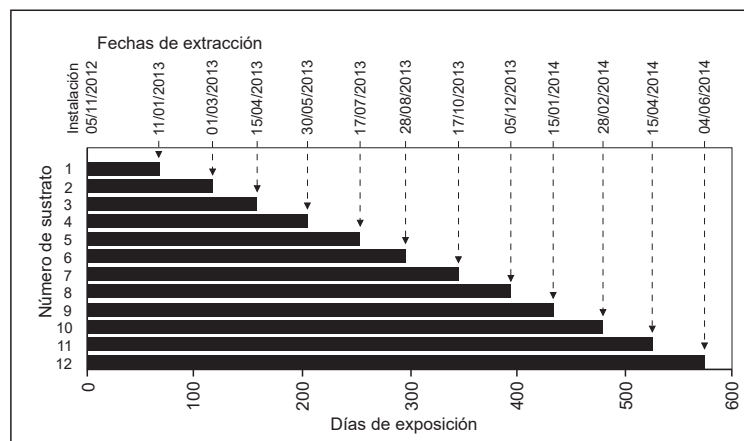
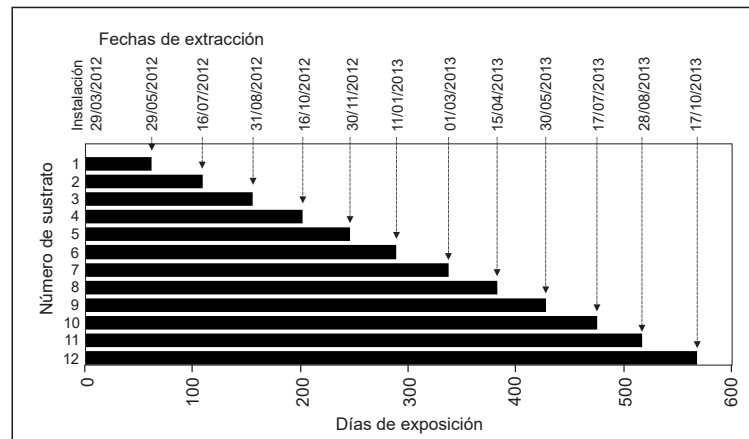


Fig. 11. Fechas de instalación y extracción de los sustratos de la Serie 1, iniciada en marzo de 2012 (A), y la Serie 2, iniciada en noviembre de 2012 (B).



Fig. 12. Ubicación del sitio experimental (estrella) en el delta inferior del Río Paraná.

períodos breves (hasta 4-5 h) fuera del agua, pero estos eventos son comunes para gran parte de los sustratos naturales usados por el mejillón dorado en la zona, sin consecuencias perjudiciales aparentes (los animales soportan la exposición al aire durante períodos de hasta 10 días; Montalto, 2015).

La temperatura del agua es el factor de mayor importancia para la reproducción del mejillón (Boltovskoy et al., 2015b). Durante la realización de los experimentos, la temperatura del agua en la sección inferior del delta del Paraná varió entre 13°C en agosto y 28°C en enero, con un promedio anual de 18,5°C (Fig. 13). Estos valores están dentro del rango habitual de temperaturas registradas en la zona en trabajos anteriores (Sylvester, 2006).

Los ríos y arroyos del delta inferior tienen un alto contenido de material particulado en suspensión (~50-100 mg L⁻¹; profundidades de disco de Secchi de <20 cm), y concentraciones de carbono orgánico particulado de ~4 mg L⁻¹ (Depetris y Kempe, 1993).

En el Río Carapachay, los niveles de contaminación (materia orgánica, pesticidas clorados, hidrocarburos alifáticos, metales) pueden ser ocasionalmente elevados, sobre todo cuando el agua fluye desde el Río Luján, que aguas arriba recibe los aportes altamente contaminados del Río Reconquista (Olguín et al., 2004). El pH oscila entre ~6,5 y 7,5 (Cataldo et al., 2001a; Cataldo et al., 2001b).

2.3.2. Estimación del porcentaje de superficie ocupada y patrones de colonización de los sustratos

Inmediatamente después de la recuperación de cada sustrato se tomaban fotos de los mismos con la malla de protección, y luego de retirada, sin esta malla (Fig. 14 y 15). De esta forma se pudo obtener un registro en imágenes que permitió analizar el aspecto general del sustrato y de la superficie ocupada por los mejillones y su distribución inmediatamente después de su recuperación.

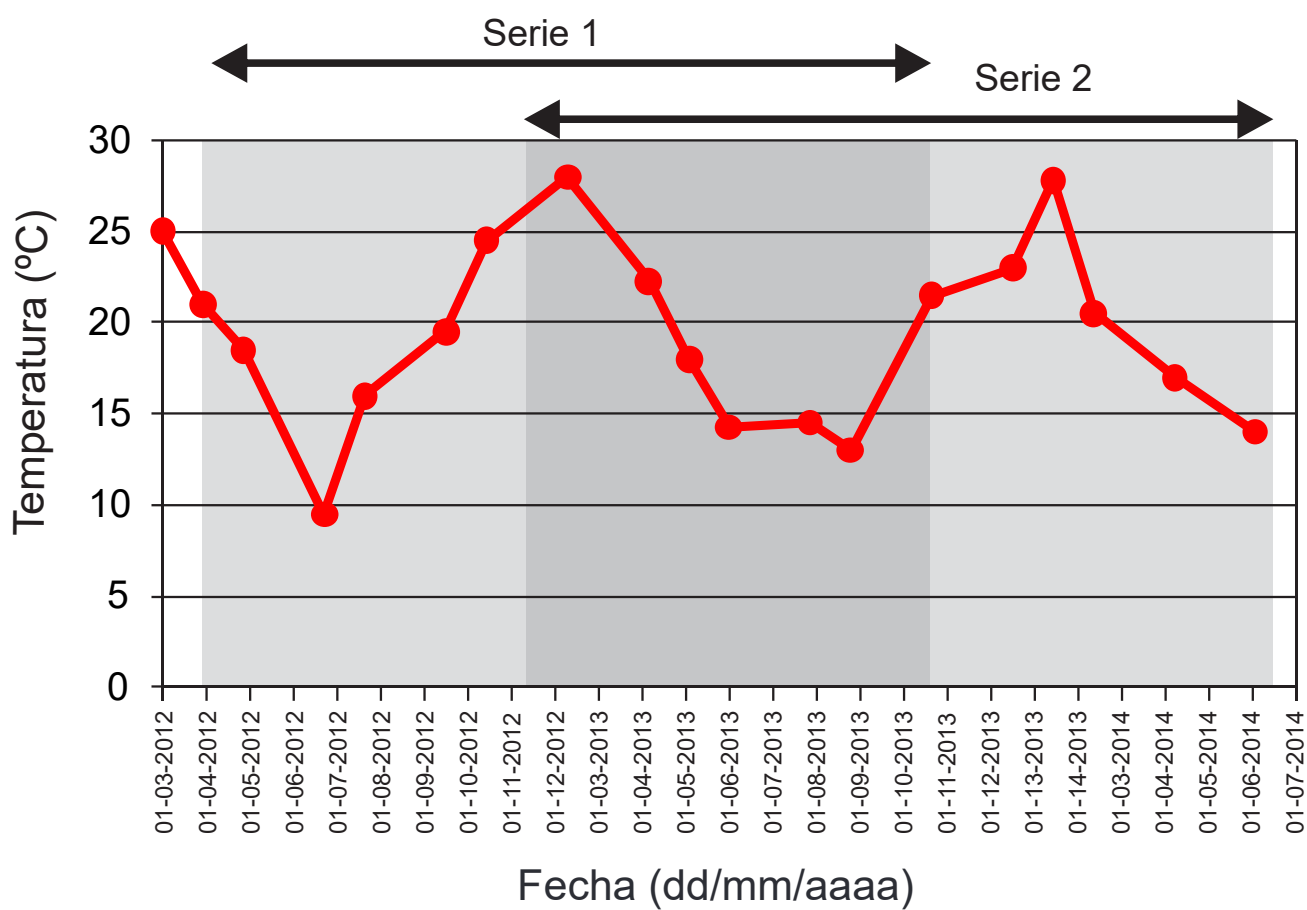


Fig. 13. Temperatura del agua durante el período experimental (Serie 1: 29 de marzo 2012 - 17 de octubre 2013; Serie 2: 5 de noviembre 2012 - 14 de junio 2014).

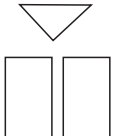
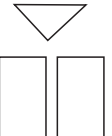
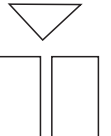
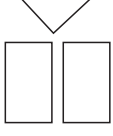
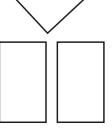
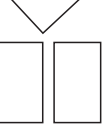
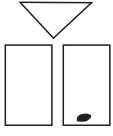
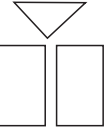
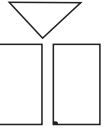
	15 mm	40 mm	Desprotegida
61 días	  SC: 0%	  SC: 0%	  SC: 0%
109 días	  SC: 0%	  SC: 0%	  SC: 0%
155 días	  SC: 0%	  SC: 0%	  SC: 0%
201 días	  SC: 32%	  SC: 8,5%	  SC: 5%

Fig. 14. Aspecto general de las jaulas experimentales correspondientes a la Serie 1 (iniciada en marzo de 2012). En la primera columna se observa el tiempo transcurrido de cada sustrato en el agua. Al lado de cada fotografía se observa la representación esquemática de cada sustrato con las zonas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) sombreadas en negro. Los números indican el porcentaje de superficie colonizada (SC) en cada fecha. Ocasionalmente, los esquemas de SC pueden sugerir valores algo diferentes a los indicados en los esquemas debido a irregularidades generadas por la presencia de limo y de las mallas de protección, grados de cobertura, distribución espacial de los bancos de mejillones grandes (>1 mm), o resolución de las imágenes.

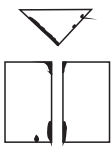
	15 mm	40 mm	Desprotegida
246 días	  SC: 53%	  SC: 32%	  SC: 5%
288 días	  SC: 100%	  SC: 50%	  SC: 4%
337 días	  SC: 100%	  SC: 60%	  SC: 8%
382 días	  SC: 100%	  SC: 76%	  SC: 12%

Fig. 14, continuación. Aspecto general de las jaulas experimentales correspondientes a la Serie 1 (iniciada en marzo de 2012). En la primera columna se observa el tiempo transcurrido de cada sustrato en el agua. Al lado de cada fotografía se observa la representación esquemática de cada sustrato con las zonas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) sombreadas en negro. Los números indican el porcentaje de superficie colonizada (SC) en cada fecha. Ocasionalmente, los esquemas de SC pueden sugerir valores algo diferentes a los indicados en los esquemas debido a irregularidades generadas por la presencia de limo y de las mallas de protección, grados de cobertura, distribución espacial de los bancos de mejillones grandes (>1 mm), o resolución de las imágenes.

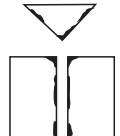
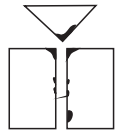
	15 mm	40 mm	Desprotegida
427 días	  SC: 100%	  SC: 84%	  SC: 9%
459 días	  SC: 100%	  SC: 91%	  SC: 9%
517 días	  SC: 100%	  SC: 93%	  SC: 13%
567 días	  SC: 100%	  SC: 95%	  SC: 13%

Fig. 14, continuación. Aspecto general de las jaulas experimentales correspondientes a la Serie 1 (iniciada en marzo de 2012). En la primera columna se observa el tiempo transcurrido de cada sustrato en el agua. Al lado de cada fotografía se observa la representación esquemática de cada sustrato con las zonas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) sombreadas en negro. Los números indican el porcentaje de superficie colonizada (SC) en cada fecha. Ocasionalmente, los esquemas de SC pueden sugerir valores algo diferentes a los indicados en los esquemas debido a irregularidades generadas por la presencia de limo y de las mallas de protección, grados de cobertura, distribución espacial de los bancos de mejillones grandes (>1 mm), o resolución de las imágenes.

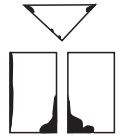
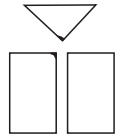
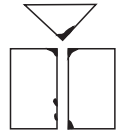
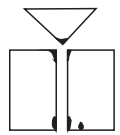
	15 mm	40 mm	Desprotegida
67 días	  SC: 20%	  SC: 15%	  SC: 1%
116 días	  SC: 75%	  SC: 42%	  SC: 7%
161 días	  SC: 100%	  SC: 72%	  SC: 5%
206 días	  SC: 100%	  SC: 83%	  SC: 7%

Fig. 15. Aspecto general de las jaulas experimentales correspondientes a la Serie 2 (iniciada en noviembre de 2012). En la primera columna se observa el tiempo transcurrido de cada sustrato en el agua. Al lado de cada fotografía se observa la representación esquemática de cada sustrato con las zonas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) sombreadas en negro. Los números indican el porcentaje de superficie colonizada (SC) en cada fecha. Ocasionalmente, los esquemas de SC pueden sugerir valores algo diferentes a los indicados en los esquemas debido a irregularidades generadas por la presencia de limo y de las mallas de protección, grados de cobertura, distribución espacial de los bancos de mejillones grandes (>1 mm), o resolución de las imágenes.

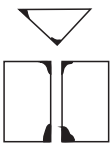
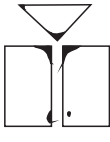
	15 mm	40 mm	Desprotegida
254 días	  SC: 90%	  SC: 79%	  SC: 9%
296 días	  SC: 100%	  SC: 100%	  SC: 6%
346 días	  SC: 100%	  SC: 97%	  SC: 6%
395 días	  SC: 91%	  SC: 100%	  SC: 23%

Fig. 15, continuación. Aspecto general de las jaulas experimentales correspondientes a la Serie 2 (iniciada en noviembre de 2012). En la primera columna se observa el tiempo transcurrido de cada sustrato en el agua. Al lado de cada fotografía se observa la representación esquemática de cada sustrato con las zonas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) sombreadas en negro. Los números indican el porcentaje de superficie colonizada (SC) en cada fecha. Ocasionalmente, los esquemas de SC pueden sugerir valores algo diferentes a los indicados en los esquemas debido a irregularidades generadas por la presencia de limo y de las mallas de protección, grados de cobertura, distribución espacial de los bancos de mejillones grandes (>1 mm), o resolución de las imágenes.

	15 mm	40 mm	Desprotegida
436 días	  SC: 89%	  SC: 100%	  SC: 12%
480 días	  SC: 60%	  SC: 100%	  SC: 30%
525 días	  SC: 100%	  SC: 100%	  SC: 51%
576 días	  SC: 73%	  SC: 100%	  SC: 49%

Fig. 15, continuación. Aspecto general de las jaulas experimentales correspondientes a la Serie 2 (iniciada en noviembre de 2012). En la primera columna se observa el tiempo transcurrido de cada sustrato en el agua. Al lado de cada fotografía se observa la representación esquemática de cada sustrato con las zonas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) sombreadas en negro. Los números indican el porcentaje de superficie colonizada (SC) en cada fecha. Ocasionalmente, los esquemas de SC pueden sugerir valores algo diferentes a los indicados en los esquemas debido a irregularidades generadas por la presencia de limo y de las mallas de protección, grados de cobertura, distribución espacial de los bancos de mejillones grandes (>1 mm), o resolución de las imágenes.

Los análisis de estas imágenes, incluyendo cálculos de áreas (ver más abajo) que se llevaron a cabo con el programa Autocad (versión 2016).

La evaluación de los porcentajes de ocupación por organismos y la recolección del material adherido a los sustratos (ver siguiente apartado) se llevó a cabo por separado para las áreas cubiertas de mejillones grandes (>1 mm) y para aquellas que, a ojo desnudo, no los poseían (denominadas en adelante "zonas con mejillones grandes" y "zonas sin mejillones grandes", respectivamente; Fig. 16). El objetivo de esta división era poder discernir patrones entre las áreas claramente colonizadas de aquellas no colonizadas, o solamente pobladas con algunos individuos aislados. Se evaluó la evolución del área ocupada por los mejillones grandes desde los lugares donde ocurría el primer asentamiento hasta la eventual colonización completa del sustrato. La información de áreas con y sin mejillones grandes también fue utilizada con el fin de evaluar el efecto de la presencia de mejillones grandes sobre el asentamiento de sus congéneres juveniles (ver más abajo) y de otros invertebrados (ver Capítulo 3).

Debido a que esta separación fue hecha a ojo desnudo en el campo, en varios casos los recuentos posteriores realizados bajo lupa en el laboratorio mostraron la presencia de animales de 1-5 mm en las denominadas "zonas sin mejillones grandes". Sin embargo, estos casos siempre involucraban organismos aislados, y nunca en asociaciones densas de muchos individuos. Las densidades reportadas ocasionalmente ascendieron a cifras elevadas (ver Datos complementarios 1), pero se debe tener en cuenta que estas cantidades se expresan en individuos por metro cuadrado.

2.3.3. Estimación de la abundancia y biomasa de mejillones

Una vez que los sustratos fueron retirados del agua, y luego de realizar el registro fotográfico de los mismos (ver Sección 2.3.2), se recogió el material biológico y el lodo adherido a las tres paredes de cada jaula. La recolección se realizó raspando suavemente la superficie del sustrato con la hoja de un cúter. Todas las muestras se conservaron en etanol al 70% inmediatamente después



Fig. 16. Imagen de un sustrato parcialmente colonizado. La línea roja separa el área con mejillones grandes (>1 mm) del área sin ellos. Sustrato protegido por una malla de 40 mm (eliminada en la fotografía), retirado el 30 de marzo de 2013. De Duchini et al. (2018).

de su colección. En el laboratorio, las muestras se tamizaron en húmedo a través de una malla de 75 µm para eliminar el sedimento y se fraccionaron en clases de tamaño mediante tamices que separaron los mejillones <1 mm (en adelante llamados mejillones chicos), de los mejillones >1 mm (en adelante llamados mejillones grandes).

Los mejillones chicos se cuantificaron utilizando submuestras (McEwen et al., 1954) con alrededor de 50 individuos. Las abundancias fueron convertidas en biomasa utilizando un factor de conversión a biomasa único de 4,78 µg de peso seco de tejido por individuo (basado en Sylvester, 2006). En la primera (11/01/2013) y última fechas (04/06/2014) de la Serie 2, las estimaciones de la abundancia de los mejillones chicos fueron afectadas por inconvenientes técnicos. En consecuencia, el análisis de esta Serie estuvo basado sobre 10 fechas de extracción (en lugar de las 12 programadas).

En el caso de los mejillones grandes, en las muestras con hasta 300 individuos todos los animales fueron contados y medidos, mientras que en muestras más abundantes las estimaciones de densidad se basaron en submuestras calibradas gravimétricamente que contenían aproximadamente 300 animales grandes, y los valores correspondientes fueron extrapolados a la muestra completa. Para las estimaciones de la biomasa de los mejillones grandes, los animales fueron medidos con un error de ±0,1 mm usando un calibre digital o bajo un microscopio binocular, dependiendo de su tamaño. La biomasa se estimó para dos clases de talla según las siguientes relaciones (Sylvester, 2006):

Mejillones <10 mm: Peso seco de tejido (g) = $0,000119 \times e^{0,416 \times \text{largo de la valva (mm)}}$

Mejillones >10 mm: Peso seco de tejido (g) = $0,00396 \times e^{0,113 \times \text{largo de la valva (mm)}}$

2.3.4. Efecto de la presencia de mejillones grandes sobre los reclutas

Los efectos de las poblaciones de mejillones grandes sobre los mejillones chicos (reclutas) fueron analizados utilizando únicamente la Serie 1 y sólo las

jaulas protegidas por la malla de 40 mm y las desprotegidas, ya que eran las jaulas en las que se observaban claramente las zonas con y sin mejillones grandes durante gran parte del período experimental, necesarias para poder evaluar las preferencias espaciales en el reclutamiento. Estos análisis fueron realizados sólo con nueve fechas, ya que solamente en éstas fueron claramente distinguibles las áreas con y sin mejillones grandes. Las jaulas cubiertas por redes de 15 mm fueron rápidamente colonizadas en su totalidad, por lo que en la mayoría de las fechas de extracción no se diferenciaron zonas con y sin mejillones grandes.

2.3.5. Densidad de larvas de mejillones en el agua

Para evaluar la actividad reproductiva de *L. fortunei*, se realizaron recuentos de larvas velígeras en la columna de agua. Para ello, el día de instalación de los sustratos y en cada fecha de extracción de los mismos en ambas Series (Fig. 13), 140 L de agua del Río Carapachay extraídos con la ayuda de un balde fueron filtrados por una red de 70 μ m. El material filtrado fue recogido en un frasco y fijado inmediatamente en etanol al 70%. En el laboratorio, estas muestras se filtraron con una red de 20 μ m y se fraccionaron en submuestras (McEwen et al., 1954) para estimar la concentración de larvas mediante el recuento de alrededor de 50 ejemplares en cada una. Estos recuentos se realizaron bajo lupa binocular. Dado el solapamiento temporal entre las dos Series, en total hubo 18 fechas de extracción de muestras de larvas. Sin embargo, por inconvenientes técnicos, para seis de estas fechas los datos de densidad de larvas no estuvieron disponibles (ver Tabla 11 en Datos complementarios).

2.3.6. Comparaciones entre las Series 1 y 2: cambios estacionales

Debido a que la actividad biológica del molusco depende en gran medida de la temperatura del agua, las fechas de instalación de los sustratos afectan su poblamiento, el crecimiento poblacional y, probablemente, la presión de predación sobre las distintas tallas. Para evaluar la influencia de la fecha de

inicio de cada Serie sobre la colonización de los sustratos, se llevó a cabo una comparación entre las dos Series estudiadas. Estas comparaciones se basaron sobre los promedios generales de la abundancia y la biomasa. Para evitar la incertidumbre debida a la acción combinada de los efectos estacionales y los efectos de la predación, las comparaciones estacionales se restringieron a las jaulas protegidas por la malla de 15 mm. Los patrones de consumo, por otro lado, fueron evaluados exclusivamente en la Serie 2 y su comparación con un estudio previo realizado diez años atrás (ver siguiente apartado). Si bien es indudable que la estacionalidad también afecta a la predación, en el diseño experimental utilizado la discriminación entre ambos efectos involucra interacciones imposibles de separar, y en consecuencia debilita sensiblemente las conclusiones posibles. Por otro lado, estas diferencias entre ambas Series, debidas a cuestiones metodológicas, seguramente se atenúan en el largo plazo (y en los sustratos naturales), por lo que su análisis tiene una importancia relativa y en gran medida restringida a aspectos metodológicos.

La Serie 1 comenzó hacia el fin de un período reproductivo y con el invierno por delante, abarcando dos inviernos y un verano. La Serie 2 se inició en el comienzo del período reproductivo estacional de la especie, abarcando dos veranos y un invierno. Las comparaciones consistieron en el análisis de los porcentajes de la superficie disponible que resultaron efectivamente colonizados, y la abundancia y la biomasa de mejillones, tanto chicos como grandes, en una y otra serie. También se contrastaron los patrones de crecimiento estimados para ambas Series.

En las primeras tres fechas de la Serie 1, y en la primera fecha de la Serie 2, no se observaron mejillones grandes (>1 mm) en las jaulas (ver Sección Resultados y Discusión más adelante). Por lo tanto, en ambos casos la superficie total fue considerada como zona sin mejillones grandes. Las jaulas protegidas con mallas de 15 mm de la Serie 1 fueron totalmente colonizadas por mejillones grandes después de ~200 días en el agua, dejando los sustratos sin áreas carentes de mejillones grandes (ver Resultados y Discusión). En los sustratos de la Serie 2 el patrón de colonización fue algo diferente, ya que durante los primeros ~350 días se observó una alternancia de presencia y

ausencia de zonas sin mejillones grandes en las jaulas con igual protección. Estas circunstancias limitaron parcialmente las comparaciones entre zonas con y sin mejillones grandes a lo largo del tiempo y entre Series.

2.3.7. Cambios decadales

Para evaluar potenciales cambios decadales en la colonización y la predación, se compararon los datos del presente estudio (Serie 2) con los resultados obtenidos por Sylvester (2006) en 2002-2004. Sylvester (2006) analizó 12 sustratos experimentales exactamente iguales a los del presente trabajo instalados en el mismo sitio del Río Carapachay ~10 años después de la primera detección del mejillón en Sudamérica. Solamente se utilizó la serie 2 del presente estudio por coincidir estacionalmente (mes de inicio, finalización, y aproximadamente las fechas de extracción de los sustratos) con los datos de Sylvester (2006).

Para los análisis de predación sobre el mejillón dorado, se utilizaron las tres jaulas (15 mm, 40 mm y desprotegidas) presentes en cada sustrato (ver Sección 2.3.1). Las jaulas de 15 mm se tomaron como jaula control, nominalmente con “nivel de predación cero” (ver más abajo), por ser las jaulas con la malla de máxima protección. Los cálculos del consumo en las jaulas protegidas por mallas de 40 mm y las desprotegidas se calcularon utilizando la diferencia entre las densidades y biomasa de estas jaulas y las de mayor grado de protección (15 mm).

El objetivo de esta comparación fue evaluar los cambios en la colonización, abundancia y predación de *L. fortunei* entre las etapas tempranas de la colonización (~10 años después de la fecha probable de introducción de la especie en el Río de la Plata) y una etapa más avanzada (~20 años después de la introducción). Estas comparaciones fueron basadas sobre los promedios generales de la abundancia y la biomasa.

2.3.8. Análisis estadísticos

Para determinar las diferencias entre la densidad y la biomasa de mejillones en jaulas protegidas por mallas de 15 mm en las dos series experimentales estudiadas (Serie 1 y 2), se llevaron a cabo modelos lineales generalizados (GLMs). La distribución de los errores sugerida para datos de los conteos es la distribución Poisson, que fue confirmada gráficamente y mediante el parámetro de dispersión (McCullagh y Nelder, 1983). Cuando los datos evidenciaron sub- o sobre dispersión, se utilizó una distribución cuasi-Poisson. Además se realizaron contrastes LSD de Fisher. Las comparaciones estuvieron basadas en las 12 fechas de extracción salvo para los mejillones <1 mm de la Serie 2, en la que sólo se contó con 10 observaciones.

También se utilizaron GLMs para evaluar las diferencias entre las densidades y biomásas de mejillones pequeños (<1 mm) registrados en las áreas con y sin mejillones grandes (>1 mm) en las jaulas de 40 mm y con el fin de evaluar el efecto de la predación, para identificar diferencias entre la densidad y la biomasa de mejillones en jaulas protegidas y desprotegidas de la Serie 2.

El valor de significancia utilizado en todos los análisis estadísticos fue de 0,05.

Por no ser un objetivo del presente estudio, la evaluación de las cohortes se hizo de manera estimativa, sin el uso de análisis numéricos específicos.

2.4. Resultados y discusión

2.4.1. Comparaciones entre las Series 1 y 2: efectos estacionales

2.4.1.1. Porcentaje de superficie ocupada y patrones de colonización de los sustratos

Todas las jaulas de ambas Series fueron colonizadas por *L. fortunei*. En la Serie 1, la colonización de los tres tipos de jaulas de cada sustrato sucedió de forma gradual, con un incremento paulatino de la cobertura (Fig. 14 y 17 D).

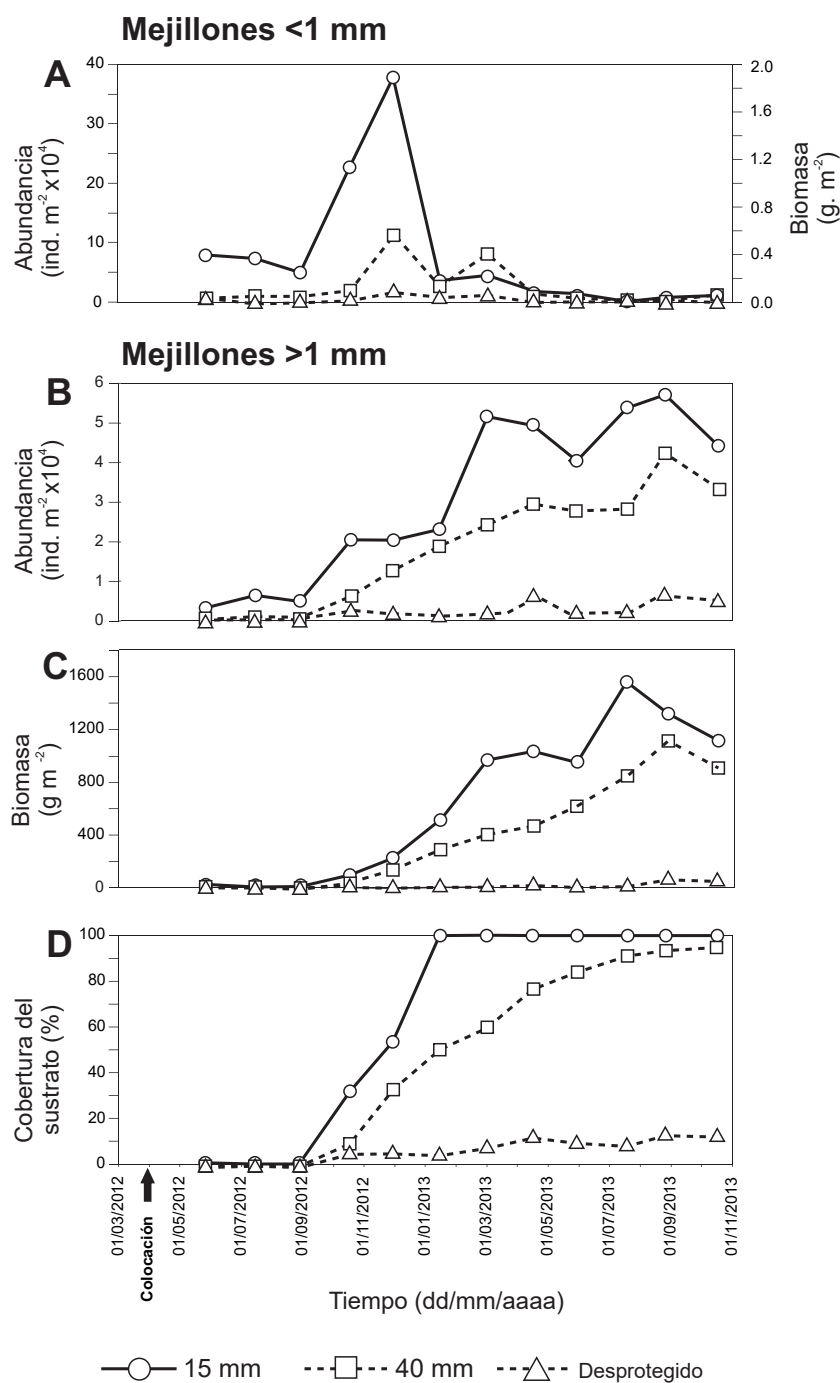


Fig. 17. Cambios temporales en la abundancia, biomasa (peso seco de tejidos) y cobertura del sustrato experimental por los mejillones en jaulas protegidas y no protegidas correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012 a octubre 2013). Los valores de biomasa para los mejillones pequeños (<1 mm) se basaron en un único factor de conversión, por lo tanto los perfiles de su abundancia y biomasa son idénticos (A). Para los mejillones grandes (>1 mm) la biomasa se calculó en base a ecuaciones de conversión a partir de los valores de las tallas. De Duchini et al. (2018).

Solamente la jaula de 15 mm llegó a estar completamente colonizada por *L. fortunei* a partir de la sexta fecha de extracción, y se mantuvo sin dejar zonas libres de mejillones hasta el final del experimento (Fig. 14 y 17 D). En la jaula de 40 mm la colonización fue más gradual, pero después de ~400 días alcanzó el 80-90% del espacio disponible, dejando sin mejillones sólo unos pocos sectores aislados y pequeños (Fig. 14 y 17 D). En marcado contraste con las jaulas protegidas, en las desprotegidas la colonización siempre estuvo prácticamente restringida a las zonas adyacentes a los ángulos de intersección entre las placas de PVC, nunca excediendo el 10-15% de la superficie disponible (Fig. 14 y 17 D).

Para la Serie 2, la situación fue distinta. En la jaula de 15 mm el sustrato ya estuvo completamente colonizado por mejillones grandes en la tercera fecha de extracción. Sin embargo, esta condición de colonización total no perduró hasta el final del experimento, sino que varió marcadamente (Fig. 15 y 18 D). A partir de la tercera fecha, el porcentaje de superficie colonizada osciló entre el 90 y el 100% de la superficie disponible, con descensos hasta valores de cobertura del 60 y 73% en las extracciones 10 y 12, respectivamente (Fig. 15 y 18 D). En contraste, la jaula de 40 mm presentó un incremento progresivo del porcentaje de la superficie colonizada desde el inicio del experimento, y a partir de la octava fecha de extracción la ocupación fue total. La jaula desprotegida, al igual que en la Serie 1, tuvo un grado de colonización sustancialmente menor que las jaulas protegidas. Sin embargo, en la Serie 2 alcanzó valores de cobertura de mejillones grandes del 50%, considerablemente mayores que los alcanzados en la Serie 1 (Fig. 15 y 18 D).

Como era de esperar, la velocidad de colonización de un sustrato virgen depende en gran medida de la época del año en que ese sustrato es expuesto. En la Serie 1 (iniciada a fines de marzo de 2012) la cobertura total de la jaula de 15 mm demoró 9,5 meses, mientras que en la Serie 2 (iniciada en noviembre de 2012) tardó 4,5 meses, y al cabo de un año también se colonizó por completo la jaula de 40 mm. Claramente, esto se debe a que la Serie 1 se inició cuando el período reproductivo de *L. fortunei* estaba finalizando, y la cantidad de larvas, y por ende de reclutas (<1 mm), era baja. En contraste, la

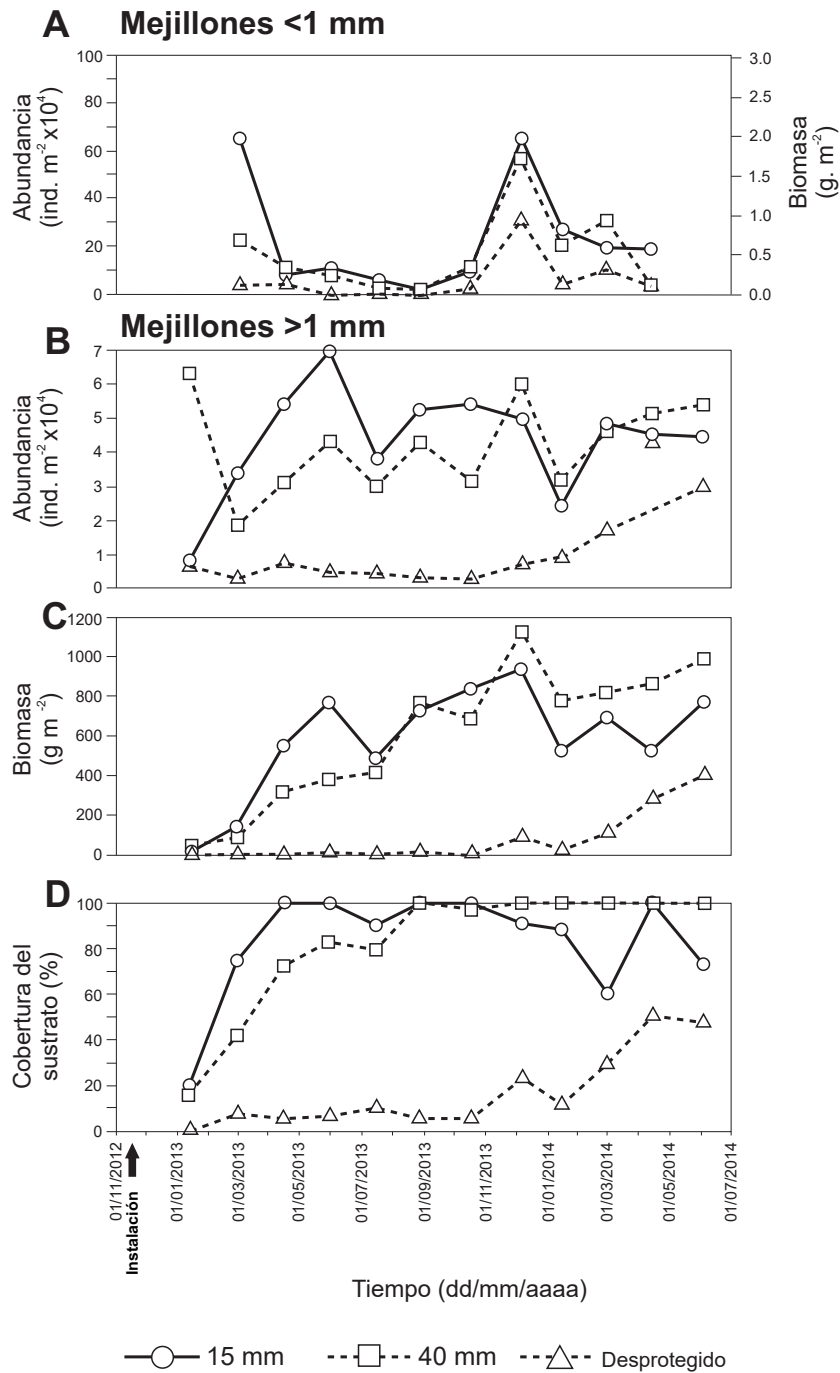


Fig. 18. Cambios temporales en la abundancia, biomasa (peso seco de tejidos) y cobertura del sustrato experimental por los mejillones en jaulas protegidas y no protegidas correspondientes a la Serie 2 (noviembre 2012 a junio 2014). Los valores de biomasa para los mejillones pequeños (<1 mm) se basaron en un único factor de conversión, por lo tanto los perfiles de su abundancia y biomasa son idénticos (A). Para los mejillones grandes (>1 mm) la biomasa se calculó en base a ecuaciones de conversión a partir de los valores de las tallas. La abundancia de mejillones <1 mm no se contabilizó en la primera y última fechas de extracción. En la primera fecha de extracción el 75% de los mejillones >1mm corresponde a animales de ~1-3 mm, que aportan poco a la biomasa.

Serie 2 fue iniciada al comienzo del período reproductivo, con varios meses por delante con abundantes larvas en la columna de agua y reclutas potenciales. Dado que las tasas de crecimiento de *L. fortunei* son mayores durante el verano (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Nakano et al., 2015a, Xu et al., 2015), los mejillones recién asentados en esta estación (Serie 2) crecieron más rápido que los de la Serie 1 (ver Sección 2.4.1.3.).

Con la excepción de estos desfases temporales, el patrón general de la colonización fue similar en ambos períodos cubiertos. En su asentamiento *L. fortunei* exhibió una fuerte preferencia por los ángulos formados entre las placas y entre éstas y las redes de protección, y la colonización de las jaulas comenzó en aquellos lugares donde las redes se unían con el sustrato y en los vértices de unión entre las placas laterales y la superior (Fig. 14 y 15). Una vez que la periferia de los sustratos se encontraba colonizada, el sentido de avance de la colonización fue de arriba hacia abajo y desde el centro (unión de placas laterales con el triángulo superior) hacia los bordes, mostrando una clara preferencia por las superficies superiores del sustrato, y también por las áreas de unión entre placas, en desmedro de las secciones inferiores y la unión de las placas con las redes, que demoraron más en colonizarse (Fig. 14 y 15). Este comportamiento fue observado con anterioridad por algunos estudios de la distribución espacial de los reclutas tempranos, que indican una preferencia por los ángulos y grietas, las superficies orientadas hacia abajo (e.g., la parte superior de túneles y conductos de agua), y las zonas menos iluminadas (Morton, 1975, 1977; Uryu et al., 1996; Iwasaki, 1997; Sardiña et al., 2009; Akehoshi, 2011; Uchida, 2011).

Los bivalvos siempre se extendieron en forma de conjunto compacto, donde los animales buscaban permanecer en contacto estrecho entre sí (Fig. 14 y 15). Esto probablemente representa una ventaja para *L. fortunei* por disminuir la predación ya que los conespecíficos pueden ofrecer protección contra algunos consumidores, así como disminuir el riesgo de desprendimiento debido a la turbulencia y la corriente (ver Sección 2.4.2). Además, mejillones desprendidos del sustrato y reposicionados aisladamente tienden a agregarse y formar aglomerados, lo que estimula la producción del biso (Uryu et al., 1996). El

establecerse en bancos probablemente también favorezca la reproducción, ya que permite la sincronización en la producción de gametas femeninas y masculinas y, por ende, en organismos de fertilización externa aumenta las chances de fecundación de los huevos (Sardiña et al., 2009).

En cuanto a los mecanismos que generan estos patrones de colonización, experimentos de laboratorio sugieren que los mejillones recién asentados se mueven inicialmente al azar, pero después de llegar a las paredes laterales de los recipientes se mueven preferentemente a lo largo del ángulo entre la pared vertical y el fondo, y cuando entran en contacto con conespecíficos dejan de moverse (Uryu et al., 1996). Sin embargo, este comportamiento no es invariable. Por ejemplo, en presencia de luz los mejillones exhiben geotaxis positiva, pero en oscuridad esta tendencia cambia, y pueden alejarse del ángulo entre las paredes y el fondo del recipiente (Uryu et al., 1996). En experimentos donde los bivalvos no están cerca de ángulos y grietas se observó que en los períodos de oscuridad pueden moverse por sobre otros mejillones para asentarse finalmente en un nuevo lugar (Ver Capítulo 4; Duchini et al., 2018). Este tipo de comportamiento puede tener ventajas adaptativas, como evitar las aguas profundas en estuarios (donde la salinidad es frecuentemente más alta), y evitar las condiciones del fondo donde la concentración de sedimentos y contaminantes, la hipoxia y la cantidad de predadores bentónicos son mayores (Torres et al., 2012, Carvalho et al., 2013).

2.4.1.2. Abundancia y biomasa de mejillones

En líneas generales, las densidades de los mejillones chicos (<1 mm) fueron consistentes con las reportadas en observaciones anteriores. Ambas Series analizadas siguieron tendencias similares con picos durante los meses de verano y disminuciones de juveniles recién asentados en invierno (Fig. 19 A). En este sentido, la concordancia entre ambos períodos fue marcada, y confirma la ciclicidad reproductiva descripta previamente para varios ambientes lóticos y lénticos sudamericanos (Fig. 19 A; Boltovskoy et al., 2015b).

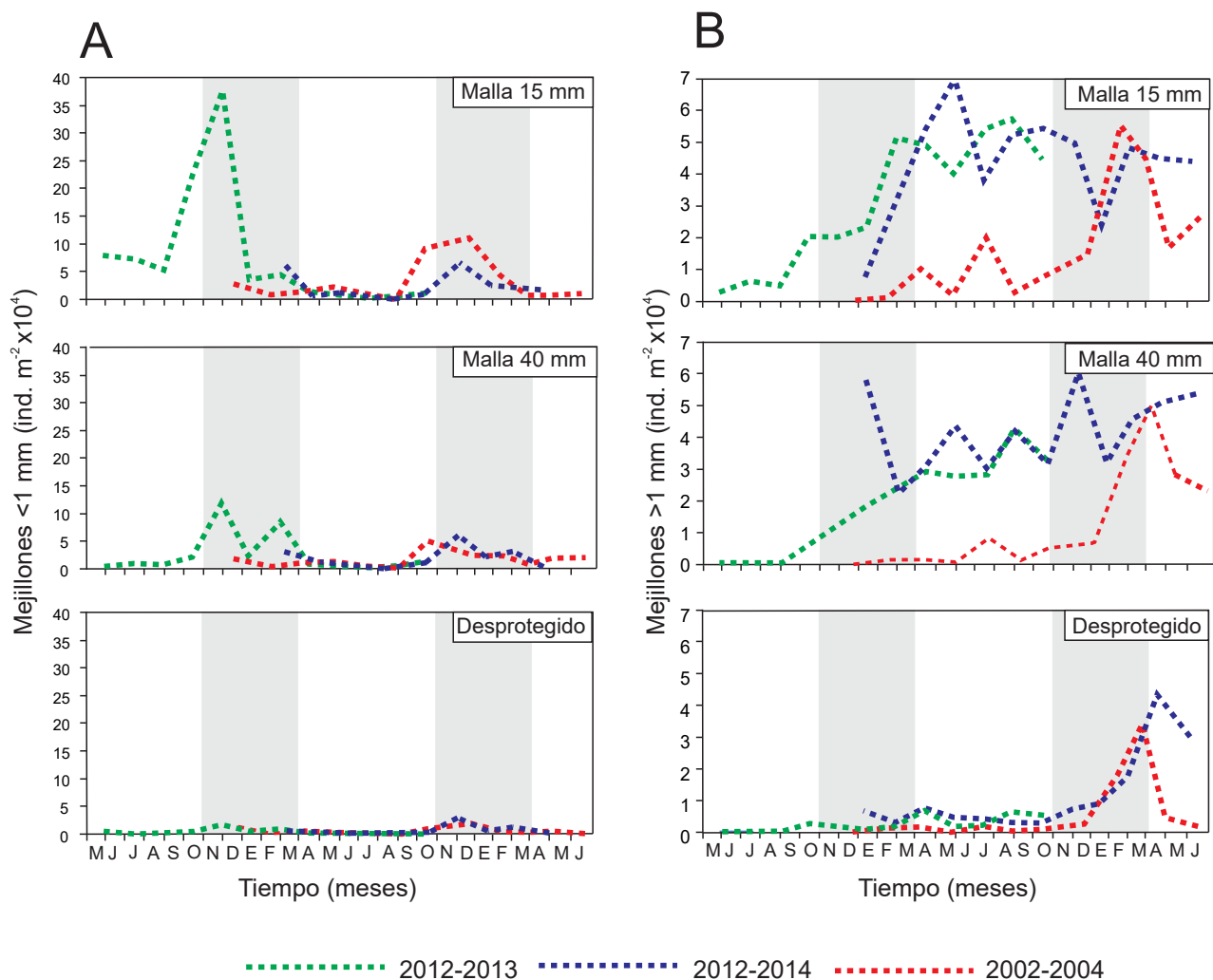


Fig. 19. Abundancias de los mejillones de <1 mm (A) y >1 mm (B) registrados en las jaulas cubiertas por mallas de 15 mm y 40 mm y en las jaulas desprotegidas en los experimentos realizados en 2002-2004 (Sylvester, 2006), y en el presente trabajo (2012-2013, Serie 1; 2012-2014, Serie 2). Las áreas grisadas destacan los períodos reproductivos del animal (noviembre a marzo).

En la Serie 1 los mejillones chicos fueron, en promedio, más abundantes que los grandes (~71% del total; Tabla 1), pero, a diferencia de estos últimos, tuvieron una estacionalidad mucho más marcada, con un pico de abundancia en octubre-noviembre de 2012 y valores relativamente bajos el resto del tiempo (Fig. 17 A). Esta variabilidad se asocia de manera directa a los eventos reproductivos.

En la Serie 2, los mejillones chicos, también representaron una fracción importante de las poblaciones, aunque sustancialmente más baja (~36%; Tabla 2). Esta talla fue particularmente abundante durante los meses de verano, cuando *L. fortunei* se reproduce más activamente. El primer evento de reclutamiento se registró en marzo de 2013, con una abundancia y biomasa similares a las del primer pico del verano siguiente, y el segundo en diciembre de 2013 (Fig. 18 A). Durante los meses más fríos (mediados de abril hasta mediados de octubre) se observó un marcado descenso en la densidad de reclutas (Fig. 18 A).

Los valores de biomasa para los mejillones chicos siguieron el mismo perfil que los valores de abundancia (Fig. 17 A y 18 A) ya que se basaron en un único factor de conversión (ver Sección 2.3.3.).

En promedio, la mayor abundancia de mejillones <1 mm se dio en la Serie 1, sobre todo en la jaula más protegida de 15 mm (Serie 1: 78.102 ind. m⁻²; Serie 2: 22.616 ind. m⁻²; Tabla 1 y 2; Fig. 19 A y 20); aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Tabla 3), en gran parte debido a que las densidades de los mejillones recién asentados exhiben grandes fluctuaciones estacionales. Sin embargo, esta comparación puede estar sesgada por la ausencia de los datos de dos sustratos correspondientes al verano en la Serie 2.

Los mejillones grandes (>1 mm) que colonizaron los sustratos cubrieron un amplio espectro de tallas (hasta ~27-29 mm). A diferencia de lo observado para los mejillones chicos, la abundancia y la biomasa de los mejillones >1 mm de la Serie 1 aumentaron de manera más o menos consistente a lo largo del período

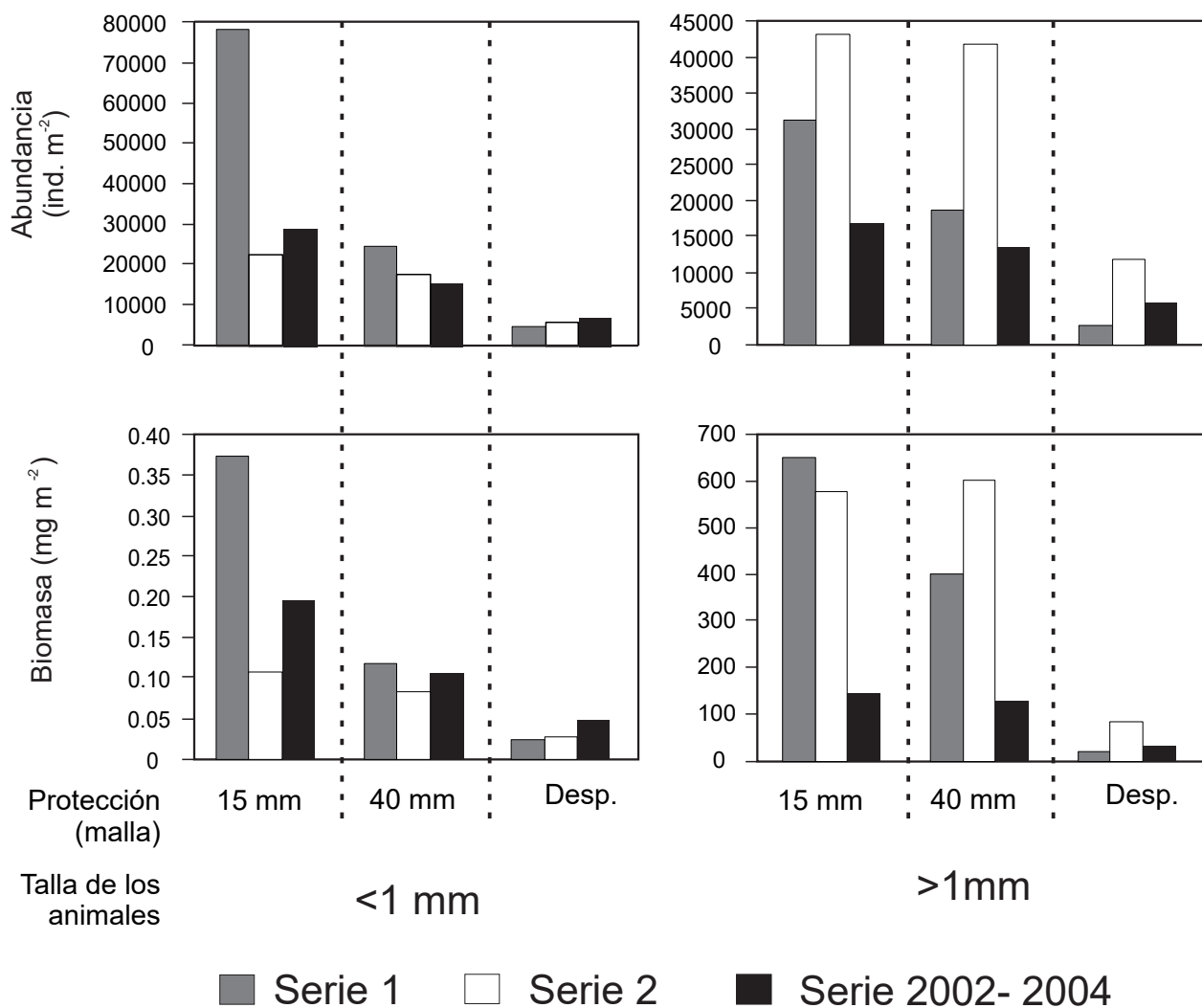


Fig. 20. Comparación entre la abundancia y la biomasa de *L. fortunei* <1 mm y >1 mm (promedios para cada período experimental) en jaulas protegidas por mallas de 15 y 40 mm, y en jaulas no protegidas, registradas en el presente estudio (Serie 1, marzo 2012-octubre 2013; Serie 2, noviembre 2012-junio 2014) y diez años antes (C: 2002-2004, datos de Sylvester, 2006).

	Malla de 15 mm	Malla de 40 mm	Sin malla (desprotegido)	F	p	Contrastes LSD Fisher
Abundancia (ind. m ⁻²)						
Todos los mejillones	109.405	43.344	7.344	5,96	0,006	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Mejillones <1mm	78.102	24.609	4.728	4,39	0,020	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Mejillones >1mm	31.303	18.736	2.616	11,05	0,000	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Biomasa (mg peso seco. m ⁻²)						
Todos los mejillones	650.495	400.245	20.611	5,10	0,012	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Mejillones <1mm	373	118	23	4,39	0,020	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Mejillones >1mm	650.121	400.128	20.589	5,41	0,009	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.

Tabla 1. Pruebas estadísticas (modelos lineales generalizados, distribución de Poisson/cuasi-Poisson) de las diferencias entre la densidad y la biomasa de mejillones en jaulas protegidas por mallas y desprotegidas correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012-octubre 2013). Los valores detallados son promedios para todo el período experimental (N=12). Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos (p<0,05).

	Malla de 15 mm	Malla de 40 mm	Sin malla (desprotegido)	F	p	Contrastes LSD Fisher
Abundancia (ind. m ⁻²)						
Todos los mejillones	62.103	56.478	16.731	12,680	0,000	15 mm = 40 mm ≠ desprot.
Mejillones <1mm	22.616	17.518	5.832	2,300	0,120	15 mm = 40 mm = desprot.
Mejillones >1mm	43.257	41.880	11.870	13,250	0,000	15 mm = 40 mm ≠ desprot.
Biomasa (mg peso seco. m ⁻²)						
Todos los mejillones	577.268	602.145	83.044	9,970	0,000	15 mm = 40 mm ≠ desprot.
Mejillones <1mm	108	84	28	2,130	0,139	15 mm = 40 mm = desprot.
Mejillones >1mm	577.178	602.075	83.021	9,970	0,000	15 mm = 40 mm ≠ desprot.

Tabla 2. Pruebas estadísticas (Modelos lineales generalizados, distribución cuasi-Poisson) de las diferencias entre la densidad y la biomasa de los mejillones en jaulas protegidas por mallas y desprotegidas correspondientes a la Serie 2 (noviembre 2012 - junio 2014). Para los mejillones >1 mm los valores indicados son promedios para todo el período experimental (N=12); para los mejillones <1 mm son promedios basados sobre 10 fechas de observación (ver Métodos). Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos (p<0,05).

Protección	Abundancia y biomasa	F	p	2012-2013 vs. 2012-2014	2012-2013 vs. 2002-2004	2012-2014 vs. 2002-2004
15 mm	Abundancia (ind. m²)					
	Todos los mejillones	3,490	0,042	=	≠	=
	Mejillones <1mm	2,690	0,084	=	=	=
	Mejillones >1mm	5,220	0,011	=	=	≠
	Biomasa (mg peso seco. m²)					
	Todos los mejillones	6,510	0,004	=	≠	≠
	Mejillones <1mm	0,110	0,893	=	=	=
	Mejillones >1mm	6,500	0,004	=	≠	≠
40 mm	Abundancia (ind. m²)					
	Todos los mejillones	2,730	0,080	=	=	=
	Mejillones <1mm	0,500	0,613	=	=	=
	Mejillones >1mm	8,840	0,001	≠		≠
	Biomasa (mg peso seco. m²)					
	Todos los mejillones	5,600	0,008	=	≠	≠
	Mejillones <1mm	0,000	0,999	=	=	=
	Mejillones >1mm	5,590	0,008	=	≠	≠
Desprot	Abundancia (ind. m²)					
	Todos los mejillones	2,300	0,116	=	=	=
	Mejillones <1mm	0,330	0,724	=	=	=
	Mejillones >1mm	3,100	0,058	=	=	=
	Biomasa (mg peso seco. m²)					
	Todos los mejillones	2,100	0,138	=	=	=
	Mejillones <1mm	0,000	0,999	=	=	=
	Mejillones >1mm	2,100	0,138	=	=	=

Tabla 3. Pruebas estadísticas (Modelos lineales generalizados -GLM, distribución cuasi-Poisson) de las diferencias entre la densidad y la biomasa de mejillones en jaulas protegidas por mallas de 15 y 40 mm y desprotegidas entre distintas series experimentales (Serie 1: 2012- 2013; Serie 2: 2012- 2014 y Serie 2002-2004, Sylvester, 2006). Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$). Los tres períodos experimentales constaron de doce fechas de observación, excepto la Serie 2, en la cual el valor para los mejillones <1 mm está basado en 10 observaciones (ver Métodos).

experimental, con perfiles similares (Fig. 17 B, C). En las primeras fechas la abundancia y la biomasa fueron bajas y su aumento fue lento. A partir de la cuarta fecha (16/10/2012), cuando los mejillones grandes (>1 mm) comenzaron a ser observables a simple vista, se notó un incremento importante en su abundancia (principalmente animales de 1-10 mm; Fig. 17 B y 21 A). El aumento de la biomasa fue notorio recién a partir de la séptima fecha de extracción (1/3/2013), y su evolución temporal difirió del de la abundancia (Fig. 17 C). Ello se debe a que los mejillones pequeños aportan comparativamente poco a la biomasa total.

En la Serie 2, los mejillones >1 mm estuvieron presentes en los sustratos desde la primera fecha de extracción, aunque recién a partir de la segunda fecha su presencia fue conspicua, permitiendo diferenciar claramente las zonas con y sin mejillones grandes. Las primeras fechas de muestreo estuvieron dominadas por individuos de talla relativamente pequeña (1-2 mm; Fig. 21 B), y por ende los valores de biomasa fueron bajos (Fig. 18 B y C). La abundancia de mejillones >1 mm aumentó rápidamente y se mantuvo alta pero con fluctuaciones hasta el final del experimento. En contraste, la biomasa exhibió un aumento más regular a lo largo del tiempo, con valores máximos hacia el final del ensayo (Fig. 18 B y C).

En líneas generales, las densidades de mejillones >1 mm fueron similares en las dos Series. Sin embargo, en la Serie 1 el aumento de la densidad en extracciones sucesivas fue lento, mientras que en la Serie 2 fue mucho más rápido, alcanzando el máximo en la cuarta fecha de extracción, y luego experimentó amplias fluctuaciones (Fig. 19 B). Sin embargo, las abundancias medias de mejillones grandes no difirieron significativamente entre ambas Series (Tabla 3); aunque las jaulas de la Serie 2 presentaron, en promedio, un 28% más de mejillones grandes que la Serie 1 (Fig. 19 B; 20 y 22). En contraste, la biomasa promedio de mejillones grandes fue 11% mayor en la Serie 1, porque las tallas alcanzadas por los animales fueron algo mayores (Fig. 23).

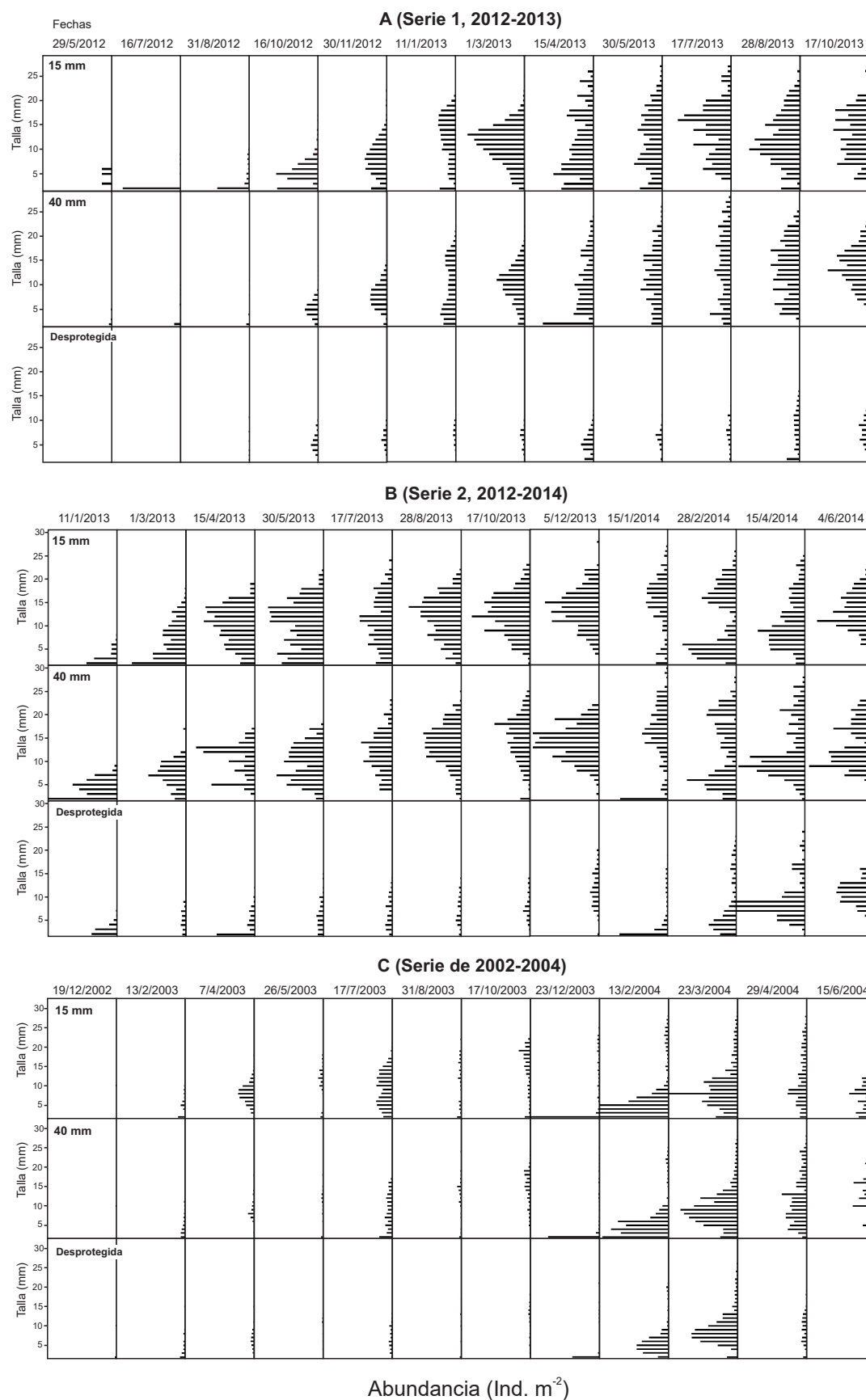


Fig. 21. Abundancia (Ind. m⁻²) y estructura de tallas de los mejillones grandes (>1 mm) asentados en sustratos con diferente grado de protección a lo largo de la Serie 1 (A), la Serie 2 (B) y la Serie de 2002-2004 (C: Sylvester, 2006).

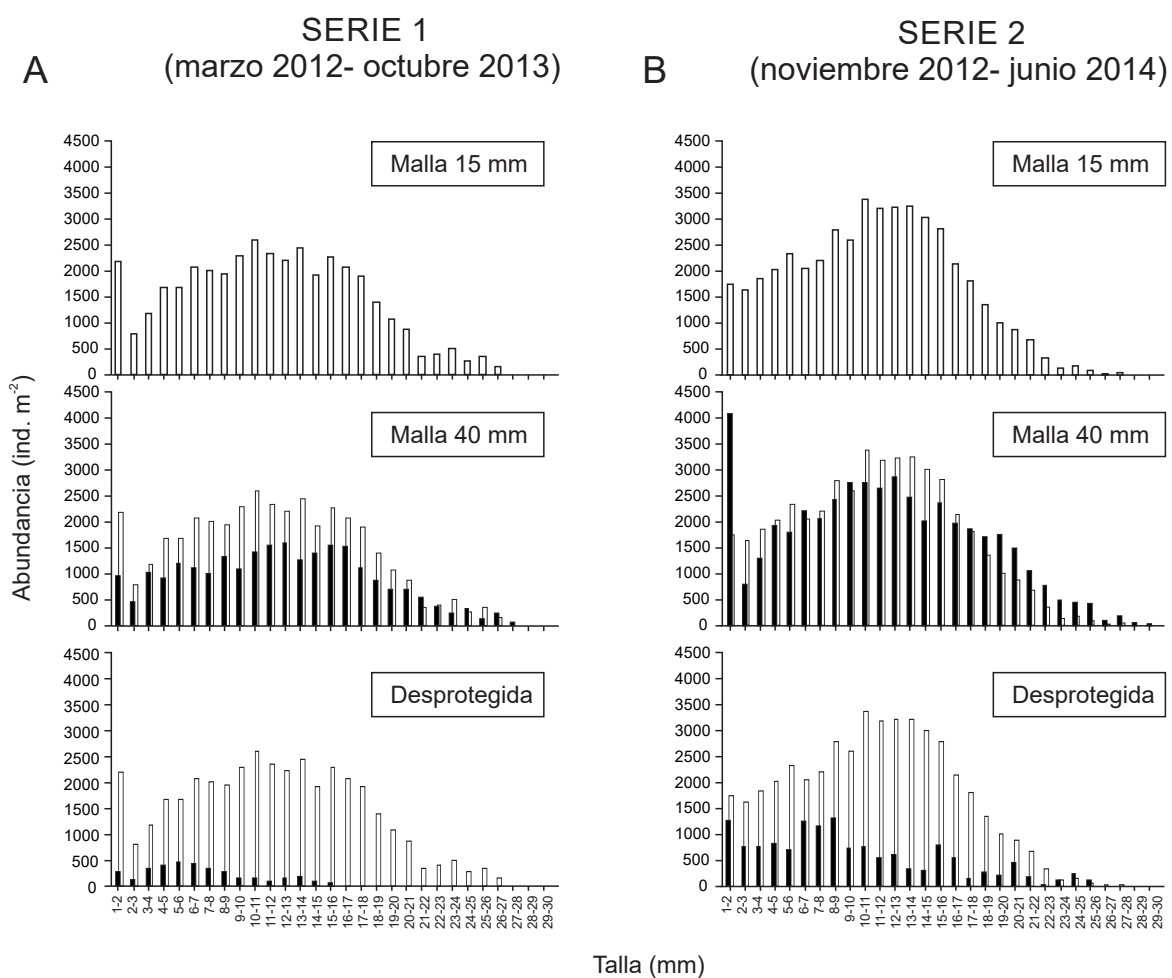


Fig. 22. Densidades (promedios para todas las fechas de extracción) de mejillones por clase de talla en las Series 1 (marzo 2012-octubre 2013; A) y 2 (noviembre 2012-junio 2014; B), en las jaulas protegidas con mallas de 15 y 40 mm y en las desprotegidas. Las densidades de la jaula de 15 mm están indicadas en todos los gráficos con barras blancas.

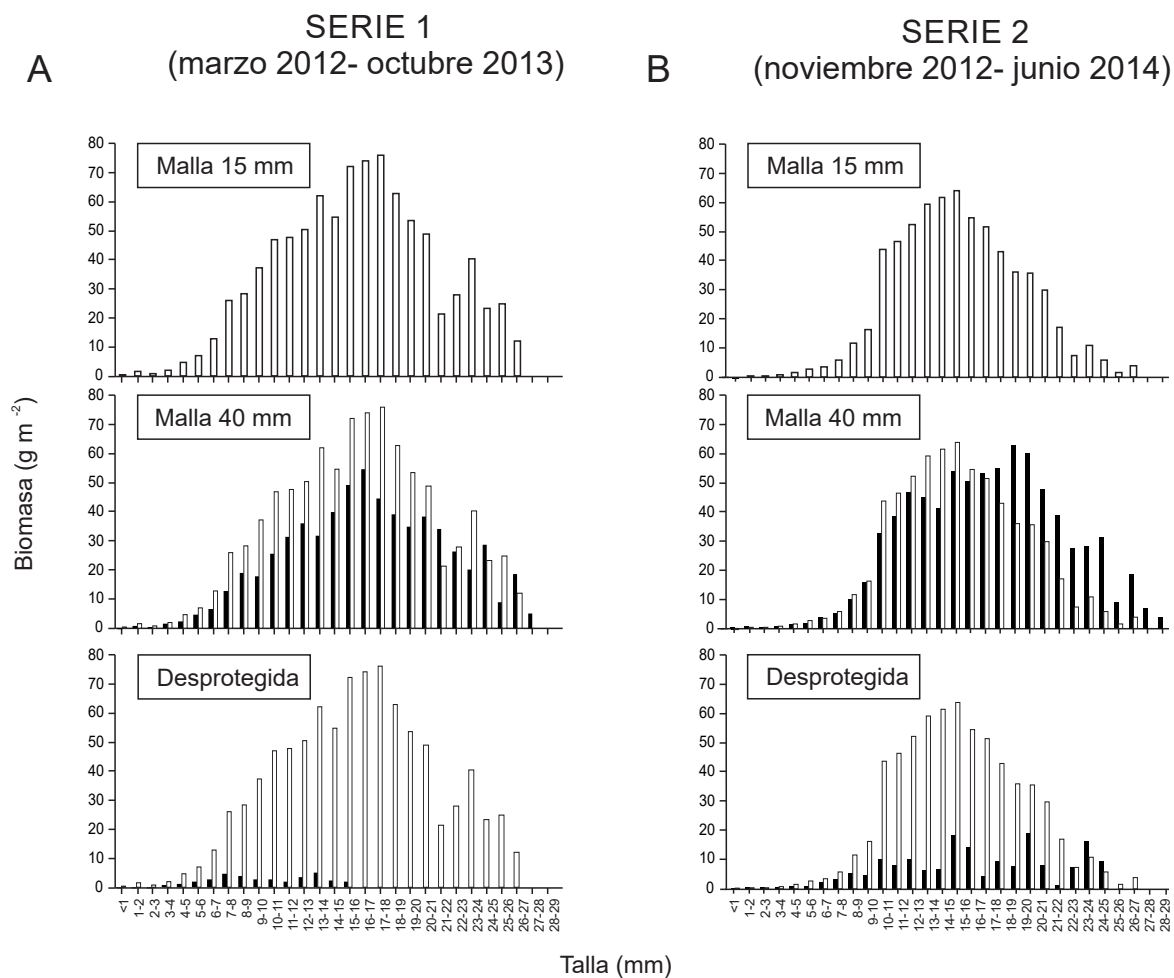


Fig. 23. Biomasa (promedios para todas las fechas de extracción) de mejillones por clase de talla en las Series 1 (marzo 2012-octubre 2013; A) y 2 (noviembre 2012-junio 2014; B), en las jaulas protegidas con mallas de 15 y 40 mm y en las desprotegidas. Las biomazas de la jaula de 15 mm están indicadas en todos los gráficos con barras blancas.

Los patrones observados coinciden a grandes rasgos con lo que cabría haber esperado en función de estudios previos. El aumento de las abundancias y la biomasa está íntimamente asociado con las tasas de reproducción, asentamiento y crecimiento, que son mayores durante la primavera-verano (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Nakano et al., 2015a). En ausencia de predación, en el delta del Río de la Plata las tasas y porcentajes totales de colonización de sustratos por *L. fortunei* son muy elevados. El hecho que en la Serie 2 (con dos veranos) no se hayan observado mayores abundancias y biomasa medias que en la Serie 1 (que cubrió un solo verano), es llamativo. Sin embargo, en la Serie 2 la ausencia de datos para dos fechas de verano (mejillones chicos) y la mayor acumulación de barro, que muy probablemente afectó las cantidades de mejillones grandes (efecto similar al observado en las jaulas más protegidas por mallas de 5 mm en el trabajo de Sylvester, 2006, en 2002-2004) pueden haber sesgado los valores estimados.

2.4.1.3. Crecimiento individual de *L. fortunei*

Si bien este trabajo no tuvo como objetivo el cálculo de las tasas de crecimiento de *L. fortunei*, pudimos observar que una vez transcurridos los dos primeros meses, los mejillones de la Serie 1, asentados a fines de marzo alcanzaron los 6 mm (Fig. 21 A), mientras que los de la Serie 2, asentados durante el mes de noviembre alcanzaban los 8 mm (Fig. 21 B). Si bien estas diferencias son leves, se agudizan luego de 5 meses en el agua, donde los mejillones de la Serie 1 tenían una talla promedio menor a los 10 mm, mientras que los de la Serie 2 ya alcanzaban un promedio de 18 mm (Fig. 21 A y B; ver Datos complementarios 1). Al finalizar el primer año de exposición, en la Serie 1 algunos individuos alcanzaron los 24 mm, aunque la mayor parte de los mejillones grandes contaban con tallas de alrededor de 11-15 mm, mientras que en la Serie 2 las tallas máximas llegaron a 27 mm, y la mayoría de los mejillones grandes presentaba tallas entre 15-20 mm (Fig. 21 A y B; ver Datos complementarios 1).

En términos generales, la mayoría de los estudios de campo en cuerpos de agua subtropicales coinciden en que *L. fortunei* llega a los ~20 mm en su primer año de vida, alcanzando ~30 mm durante el segundo año, siendo este el tamaño típico de individuos adultos grandes. La vida del animal se estima en 2-3 años; el crecimiento es más rápido durante los meses más cálidos y se desacelera significativamente durante el invierno (Boltovskoy y Cataldo, 1999). Sin embargo, las diferencias entre sitios son importantes y pueden depender de varios factores (Nakano et al., 2015a, Xu et al., 2015). En el río Alto Paraná, donde las temperaturas son superiores a 20°C durante todo el año, *L. fortunei* puede alcanzar más de 35 mm en su primer año de vida (Belz et al., 2010). Más al sur, en el río Paraná Inferior, donde la temperatura del agua varía entre aproximadamente 10°C y 28°C, durante el primer año los mejillones crecen hasta ~20 mm (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Sylvester et al., 2007a; Spaccesi, 2013). En Japón, a temperaturas de 4 a 26°C, los individuos de 1 año normalmente solo llegan a los 10 mm de longitud (Nakano et al., 2011).

Si bien la temperatura es el factor principal que regula el crecimiento de *L. fortunei*, también hay otros factores que pueden tener importancia, como las concentraciones de calcio y oxígeno disuelto en el agua (Dos Santos et al., 2007; Oliveira et al., 2011). La contaminación es otro factor que impacta en su crecimiento; si bien el mejillón dorado sobrevive en aguas altamente contaminadas, sus tasas de crecimiento son significativamente más bajas que en ambientes prístinos (Bonel et al., 2013; Bonel y Lorda, 2015; pero ver también Hünicken et al., 2019). Las densidades también podrían afectar el crecimiento por la competencia por espacio y/o alimento, pero no existen estudios que analicen este fenómeno.

2.4.2. Efecto de la presencia de mejillones grandes sobre los reclutas

Los mejillones chicos (<1 mm) fueron invariablemente más abundantes en las áreas colonizadas por mejillones grandes (>1 mm) que en las desprovistas de ellos (Tabla 4, Fig. 24). Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas (Tabla 4). En áreas con mejillones grandes, los perfiles temporales para los

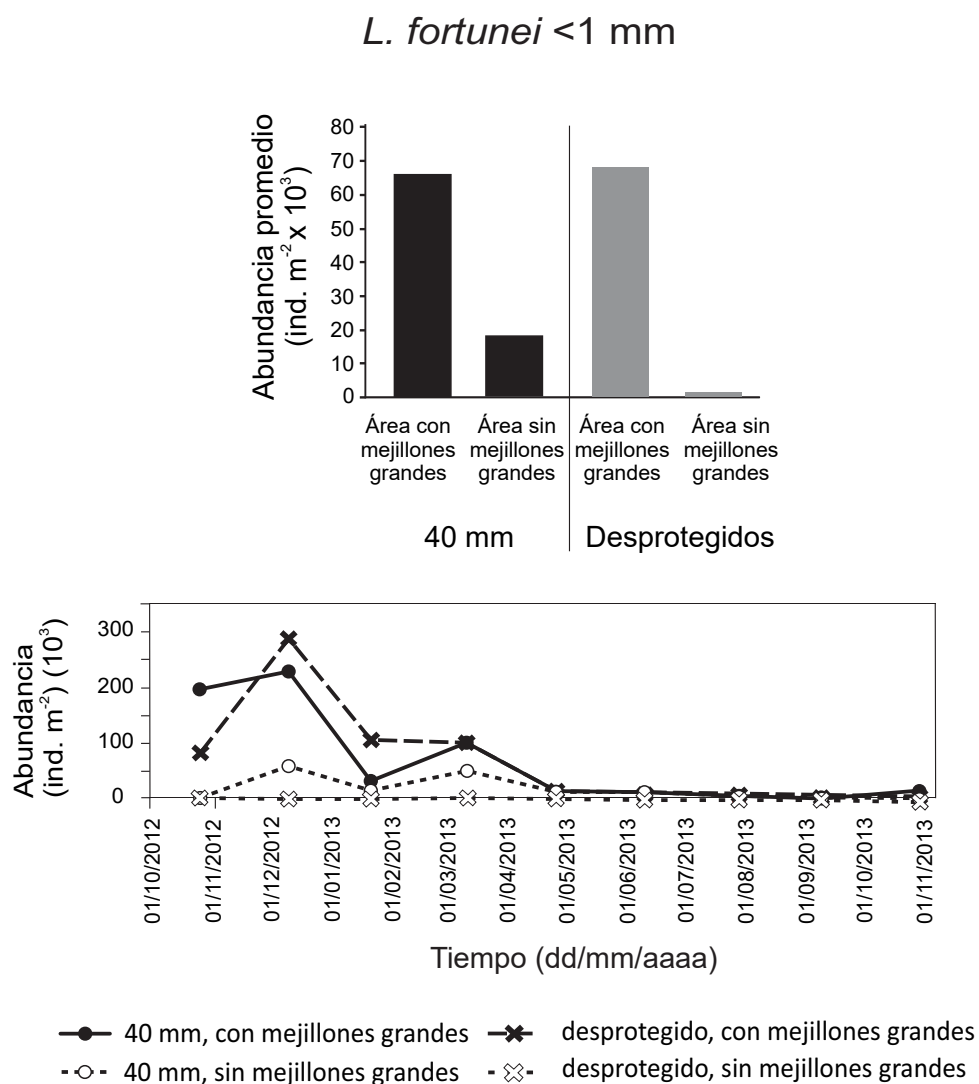


Fig. 24. Perfil temporal y abundancia promedio de mejillones chicos (<1 mm) en áreas colonizadas por *L. fortunei* (con *L. f.*) y áreas sin colonizar (sin *L. f.*). Las primeras tres fechas de muestreo están excluidas porque aún no había presencia de bancos de mejillones grandes en los sustratos.

<i>L. fortunei</i> (< 1 mm)	Abundancia (ind. m ⁻²)		Biomasa (mg peso seco. m ⁻²)			
	Promedio en el área sin mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área con mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área sin mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área con mejillones grandes (>1 mm)	F	P
Malla de 40 mm	17.660	66.034	84	316	2,950	0,105
Desprotegido	1.644	67.701	8	324	3,050	0,100

Tabla 4. Análisis estadísticos (Modelos lineales generalizados, distribución cuasi-Poisson) de las diferencias en la densidad y biomasa de mejillones pequeños (<1 mm) registrados en las áreas con y sin mejillones grandes (>1 mm). Los valores indicados son los promedios correspondientes a las nueve fechas de observación donde las áreas con y sin mejillones grandes fueron claramente distinguibles en la Serie 1 (marzo 2012- octubre 2013).

reclutas fueron similares en jaulas protegidas y no protegidas (Fig. 24), aunque las jaulas abiertas a la predación presentaron una cantidad levemente mayor de mejillones <1 mm que las jaulas protegidas por la malla de 40 mm (valores promedios para todas las fechas de extracción: ~68.000 y 66.000 ind. m⁻², respectivamente). En las zonas no colonizadas por mejillones grandes, en cambio, las densidades de reclutas fueron sustancialmente menores en las jaulas desprotegidas que en aquellas protegidas por la malla de 40 mm (Tabla 4, Fig. 24).

Estos resultados sugieren que, además de la predación, el reclutamiento de juveniles (<1 mm) es afectado por la presencia y la distribución de adultos de *L. fortunei*, sobre todo en condiciones de exposición a la predación. En las jaulas desprotegidas (es decir, bajo los efectos de la predación ilimitada), las zonas con mejillones grandes (>1 mm) albergaron una densidad 41 veces mayor de reclutas que las áreas sin mejillones grandes. Esta relación es 10 veces menor en las jaulas protegidas por mallas de 40 mm, donde los reclutas son solamente 4 veces más numerosos en zonas con mejillones grandes (>1 mm) que en las desprovistas de ellos (Tabla 4; Fig. 24). Diferencias semejantes también se observan en la distribución de otros invertebrados, donde al aumentar la desprotección del sustrato aumenta su grado de asociación con los lechos de mejillones grandes (ver Capítulo 3).

Este fenómeno puede deberse tanto a diferencias en la supervivencia de los reclutas asentados en zonas con y sin mejillones adultos (Sardiña et al., 2009), como a la tendencia de los reclutas por asentarse en la vecindad de los adultos, o a una combinación de ambos mecanismos. La hipótesis que las diferencias analizadas tienen un componente comportamental es apoyada por el hecho que en muchas especies meroplanctónicas las larvas eligen el sitio de asentamiento guiadas por señales químicas producidas por conoespecíficos adultos (Burke, 1986; Chase y Bailey, 1996; Browne y Zimmer, 2001; Hadfield y Paul, 2001; Mörtl y Rothhaupt, 2003; Tamburri et al., 2006), o por bacterias o algas asociadas a ellos (Morse y Morse, 1991; Wainman et al., 1996; Kavouras y Maki, 2003). Para *L. fortunei* no hay estudios de la existencia de señales químicas que regulen el asentamiento de los reclutas, aunque, como se

mencionó más arriba, sí se ha demostrado que el bivalvo exhibe comportamientos tigmotácticos muy pronunciados donde las larvas se establecen preferentemente en contacto con los adultos, y los mejillones aislados artificialmente se desplazan y dejan de moverse al entrar en contacto con otros conespecíficos (Uryu et al., 1996).

El asentamiento sobre o en contacto con adultos pre-existentes vs. en áreas sin mejillones tiene, en principio, tanto ventajas como desventajas. Entre los beneficios más obvios de asentarse junto o sobre mejillones adultos están la protección contra algunos depredadores, las corrientes y la turbulencia, así como algunos beneficios menos inmediatos vinculados con la reproducción a través de la producción de gametas de diferente sexo en sitios contiguos (ver Sección 2.4.3). Sin embargo, los hábitos gregarios también implican desventajas, incluyendo la competencia por el alimento, el canibalismo de las larvas, la hipoxia y la necesidad de tolerar un medio con elevados tenores de desechos metabólicos (Highsmith, 1982; Bertness y Grosholz, 1985; Okamura, 1986; Pawlik, 1988; Chase y Bailey, 1996; Rojas et al., 2008). En el caso del bivalvo *Dreissena polymorpha* se ha observado que el reclutamiento es significativamente más bajo en áreas con adultos conespecíficos vivos, presumiblemente por la competencia trófica y el canibalismo (Mörtl y Rothhaupt, 2003). Los efectos del canibalismo podrían atenuarse mediante el asentamiento a cierta distancia de los adultos y ulterior migración reptando hacia los bancos pre-existentes, aunque este comportamiento no fue estudiado. De todas formas, varias investigaciones sobre invertebrados marinos (Bertness y Grosholz, 1985; Okamura, 1986; Côté y Jelnikar, 1999) demostraron que el gregarismo reduce la tasa de predación, y ese riesgo de predación disminuye al aumentar el tamaño del grupo. La información obtenida en este trabajo no permite indagar en las causas de esta forma de vida gregaria, pero las evidencias sugieren que, para el mejillón dorado, tiene más ventajas que desventajas.

2.4.3. Densidad de larvas de mejillones en el agua

A lo largo del período cubierto por las dos Series estudiadas, se encontraron picos de densidades de larvas de *L. fortunei* que revelan pulsos reproductivos, principalmente en los meses del verano. El primer pico de larvas en el agua coincidió con la fecha de instalación de la Serie 1 (29 de marzo de 2012; 20.600 ind. m⁻³). El siguiente verano monitoreado fue el de 2012-2014, donde se observa un pico de aproximadamente 20.400 ind. m⁻³ (diciembre de 2013), y uno posterior mucho más bajo (2.600 ind. m⁻³; febrero de 2014). En las tres ocasiones la temperatura del agua fue superior a 20°C (Fig. 25). En los meses del invierno la densidad de larvas decayó drásticamente (50 ind. m⁻³ en julio de 2012 y agosto de 2013), con una temperatura del agua de entre 9,5 y 13°C (Fig. 25).

En el período de transición entre los picos reproductivos y el descenso invernal, la temperatura media del agua fue de 17°C, y las larvas oscilaron alrededor de los 1.000 ind. m⁻³.

Los resultados obtenidos en este trabajo son consistentes con el ciclo reproductivo de *L. fortunei* conocido hasta el momento, con un primer pulso de producción de larvas durante la primavera-verano (noviembre-diciembre), y un segundo pico menos pronunciado en febrero-marzo (Boltovskoy et al., 2015b). La presencia de larvas de *L. fortunei* en el plancton indica que, en líneas generales, el mejillón dorado se reproduce continuamente durante 6-10 meses al año en los lagos y ríos de Sudamérica (Boltovskoy et al., 2015b). Las densidades larvales de los meses reproductivos coinciden con valores registrados en estudios previos en la región, pero la declinación en los meses del invierno fue menos pronunciada. Cataldo y Boltovskoy (2000) sugirieron que la temperatura umbral por debajo de la cual el mejillón deja de producir larvas es de aproximadamente 17°C, aunque resultados posteriores mostraron que en zonas tropicales, donde las temperaturas son superiores a 17°C durante todo el año, *L. fortunei* también deja de producir larvas entre julio y septiembre, en coincidencia con el período de temperaturas más bajas (Boltovskoy et al., 2015b). Esto sugiere que, independientemente de la temperatura, al igual que muchos otros invertebrados (McMahon y Bogan, 2001), el mejillón necesita un período de recuperación para reanudar la

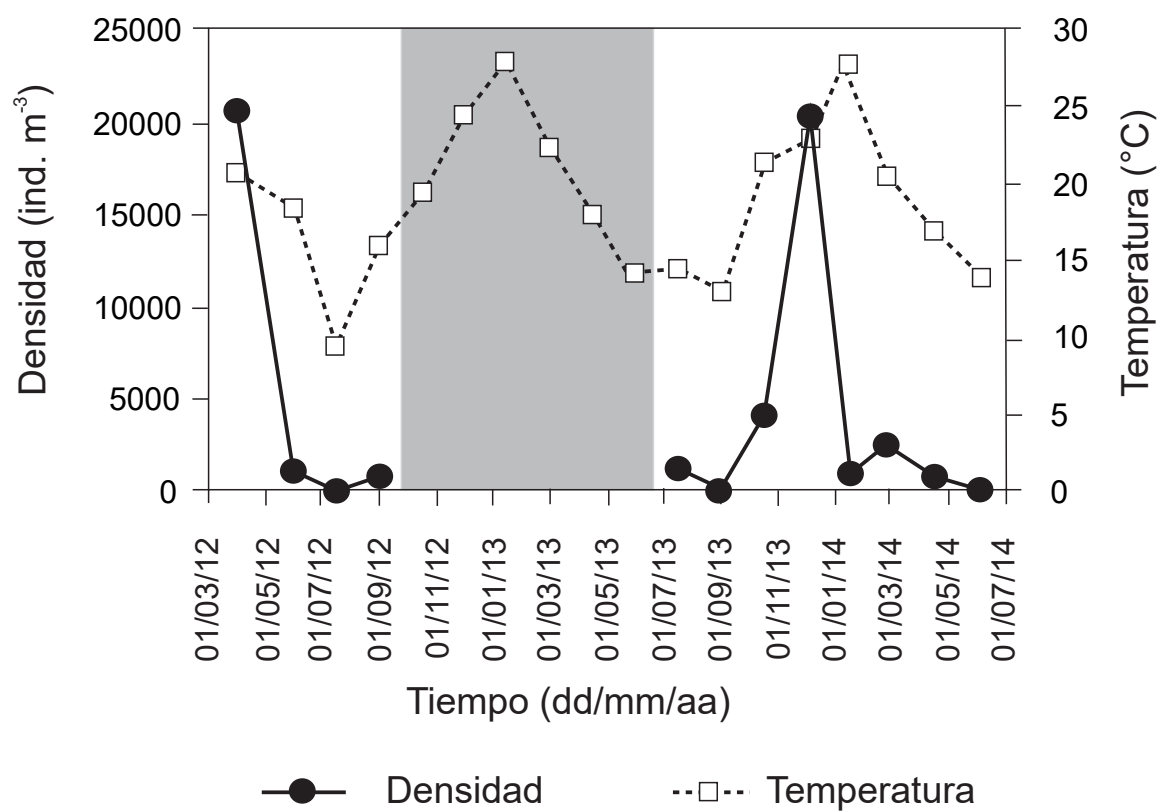


Fig. 25. Perfil temporal de las densidades de larvas y temperatura del agua. El recuadro gris indica el período sin datos para densidades de larvas.

gametogénesis. Este período varía en diferentes cuerpos de agua sudamericanos entre 1-2 y más de 6 meses (Boltovskoy et al., 2015b).

Los resultados de este trabajo muestran que en ningún momento hay ausencia completa de larvas en el agua. La densidad mínima registrada fue de 50 ind. m^{-3} , en coincidencia con las temperaturas del agua más bajas, pero en otras fechas del período invernal se observaron densidades superiores a los 800 ind. m^{-3} (Fig. 25).

Es importante destacar que las densidades de larvas en la columna de agua pueden variar ampliamente en un mismo sitio experimental y en un mismo día en cuestión de horas (Cataldo y Boltovskoy, 2000), sobre todo en los ambientes lóticos. Si bien a grandes rasgos la temperatura es el factor regulador dominante, la estacionalidad no da por resultado una curva homogénea, sino que está caracterizada por numerosos picos y caídas que, a estas escalas de tiempo bajas, son aleatorios. Estas irregularidades se deben, en gran parte, a que las larvas son producto del desove de bancos ubicados desde unos pocos metros a varios kilómetros de distancia del sitio de muestreo. Estos desoves seguramente son sincrónicos dentro del mismo banco (para optimizar la fecundación), pero asincrónicos entre bancos distanciados entre sí, de manera que en un río las larvas pasan por el sitio de muestreo en forma de enjambres. En consecuencia, desde el punto de vista de la estacionalidad reproductiva, las tendencias generales son mucho más informativas que los datos puntuales.

2.4.4. Variaciones decadales

2.4.4.1. Tallas, abundancia y biomasa de mejillones

La comparación de los datos de 2012-2014 (Serie 2) con los de Sylvester (2006) para el período 2002-2004 evidencia que entre ambos períodos hay tanto similitudes como diferencias en cuanto a la colonización y el desarrollo de los bancos de mejillones.

Para los mejillones <1 mm, no se observaron diferencias significativas entre las abundancias en ambos estudios (promedios: 29.295 ind. m⁻² en 2002-2004 vs. 22.616 ind. m⁻² en 2012-2014; Tabla 2 y 3; Sylvester, 2006). En ambos casos, los sustratos fueron instalados a principios del verano, y coinciden en el rápido aumento de reclutas, en concordancia con el inicio del ciclo reproductivo del mejillón. Tanto en 2002-2004 como en 2012-2014, el valor máximo de densidad de mejillones chicos ocurrió en el mes de diciembre (108.923 ind. m⁻² en 2002-2004; 65.093 ind. m⁻² en 2012-2014; ver Datos complementarios 1), y el valor más bajo ocurrió en agosto (1128 ind. m⁻² en 2002-2004; 605 ind. m⁻² en 2012-2014; ver Datos complementarios 1). Sin embargo, los cambios temporales en la abundancia de reclutas difirieron entre ambos estudios.

Otra coincidencia importante es que las tallas medias y máximas fueron similares en ambos estudios, y se alcanzaron en los mismos tiempos de exposición, al menos durante el primer año. Por ejemplo, luego de cuatro meses en el agua, en 2002-2004 las tallas dominantes fueron de 6-10 mm, con algunos ejemplares de hasta ~18 mm (Fig. 21 C); en 2012-2014 al cabo del mismo período la mayoría de los moluscos eran de 7-14 mm, y algunos ejemplares llegaban a ~19 mm (Fig. 21 B; ver Datos complementarios 1). En octubre (a 11 meses del inicio), en 2002-2004 ya había mejillones de hasta 22 mm de talla, y en 2012-2014 los más grandes medían 23 mm (Fig. 21 B y C; ver Datos complementarios 1).

Los desfases entre ambas series comenzaron a partir del segundo verano. En 2002-2004, a fines de diciembre de 2003 aún no había mejillones de >25 mm, mientras que en 2012-2014 a principios de diciembre de 2013 ya había mejillones de 27-28 mm. Sin embargo, esta fue la talla máxima para la Serie 2 (2012-2014), a diferencia del trabajo de Sylvester (2006), donde la misma talla (27-28 mm) se alcanzó recién en marzo, pero hacia el final del experimento hubo mejillones que alcanzaron tallas de hasta ~32 mm (en junio de 2004; Fig. 21 B y C).

En 2012-2014 las abundancias fueron generalmente mayores que en 2002-2004, y en las jaulas de 15 y 40 mm las densidades altas se alcanzaron mucho

más rápidamente (Fig. 19 B). La comparación de ambas experiencias también apunta a diferencias importantes, tanto para abundancia como para biomasa (Tabla 3). En la jaula de 15 mm, la abundancia promedio de *L. fortunei* fue 26% mayor y la biomasa 4 veces mayor en 2012-2014 que en 2002-2004. Para la biomasa estas diferencias fueron significativas (Fig. 20 y 26; Tabla 3). En las jaulas de 40 mm la abundancia fue 48% y la biomasa 4,6 veces mayor en 2012-2014 que en 2002-2004. Nuevamente, estas diferencias en biomasa fueron significativas (Tabla 3). Los mismos contrastes se observan para las jaulas desprotegidas (promedio para 2012-2014: 16.731 ind. m⁻²; 2002-2004: 12.812 ind. m⁻²), arrojando una diferencia del 23% a favor de 2012-2014, y 2,6 veces más biomasa, aunque estadísticamente estas diferencias no fueron significativas (Fig. 20 y 26; Tabla 3; ver Datos complementarios 1). El análisis de la colonización de *L. fortunei* en el bajo Paraná en los dos períodos estudiados permite observar un aumento de la densidad de esta especie. Desde que *L. fortunei* ingresó a América del Sur, su expansión aguas arriba a lo largo de los ríos Paraná-Paraguay y Uruguay fue muy rápida (Boltovskoy et al., 2006; Oliveira et al., 2015). En consecuencia, dado que las larvas planctónicas tardan entre 10 y 20 días en asentarse (Cataldo et al., 2005a; Cataldo, 2015a) es concebible que sus semilleros, ubicados muchos kilómetros aguas arriba del sitio investigado, fueron creciendo en extensión y, por lo tanto, aportando mayor cantidad de larvas. Sin embargo, las densidades de larvas fueron similares en los dos períodos (ver Sección 2.4.3.) y los valores de reclutas <1 mm tampoco presentaron diferencias significativas (Tabla 3). Esto sugiere que no hubo diferencias importantes en el asentamiento de nuevos individuos, y que los valores más altos (en 2012-2014 que en 2002-2004) pueden obedecer a una mayor supervivencia, tal vez asociada a un mayor tiempo de adaptación del mejillón a este ambiente. Es interesante notar que estas mayores tasas de supervivencia no se deben a un aumento en la capacidad del bivalvo a evadir a sus predadores, puesto que el consumo de mejillones se mantuvo (en relación a las abundancias consumidas) o aumentó (biomasa) en la década transcurrida (ver siguiente apartado). Muchas especies introducidas presentan abundancias más bajas en los primeros años después de su ingreso que luego de décadas, aunque también se han observado declinaciones de abundancia con el tiempo, así como fluctuaciones

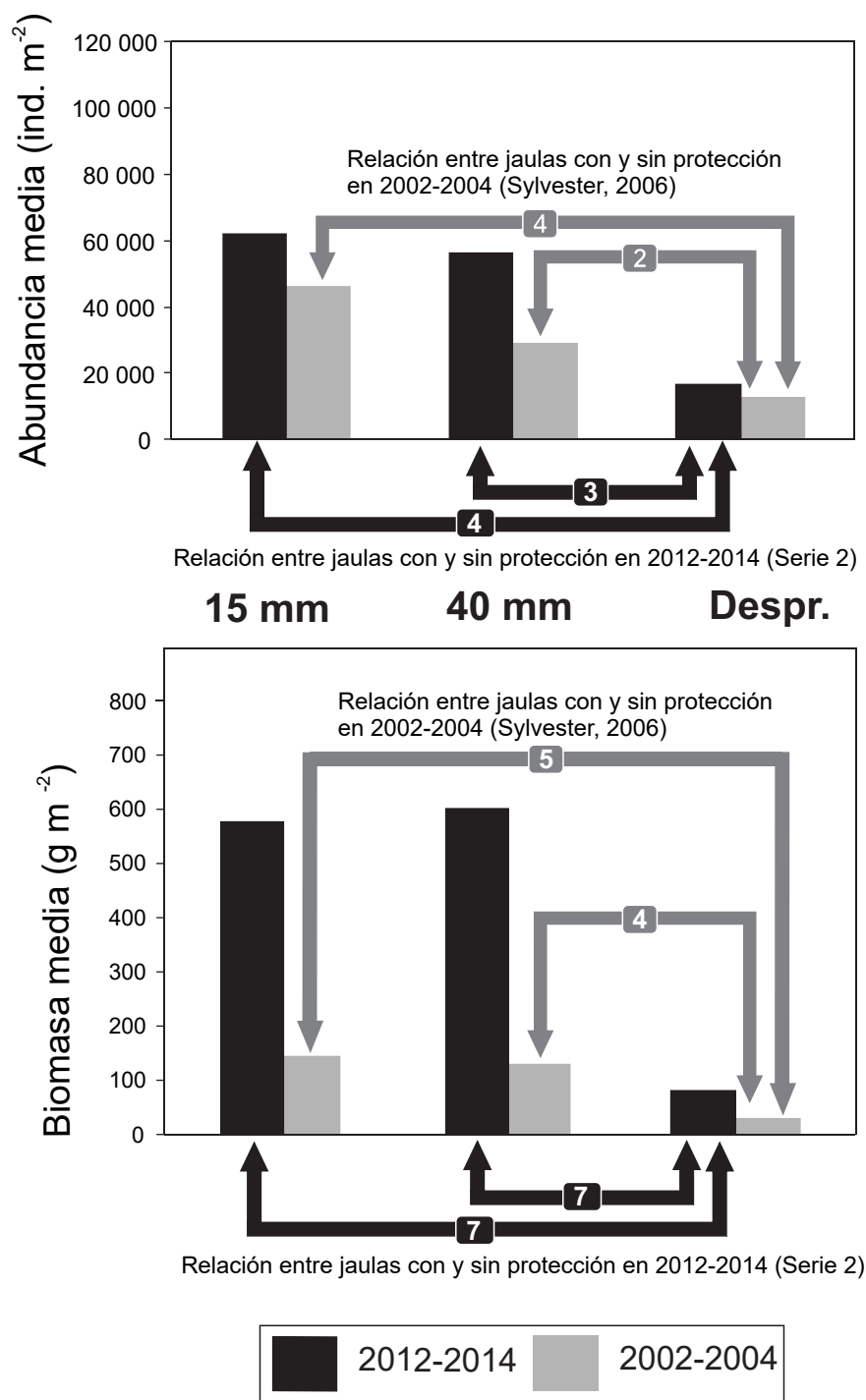


Fig. 26. Comparación entre la abundancia y la biomasa de *L. fortunei*, medias para la Serie 2 (noviembre 2012-junio 2014) del presente trabajo y lo observado 10 años antes, en 2002-2004 (datos de Sylvester, 2006) en jaulas protegidas por mallas de 15 y 40 mm y en jaulas no protegidas.

multianuales muy marcadas (Crooks, 2005; Byers et al., 2015; Iacarella, 2015; Závorka et al., 2018; Strayer et al., 2019b; Crystal-Ornelas y Lockwood, 2020; Strayer et al., 2020). El caso de *L. fortunei* en Sudamérica también sugiere la existencia de oscilaciones multianuales (Mariñelarena et al., 2016) aunque la información disponible no permite definir las causas del aumento de sus densidades en la cuenca del Plata.

2.4.4.2. Consumo de *L. fortunei*

En rasgos generales, el análisis de los cambios decadales (2002-2004 vs. 2012-2014) sugiere dos puntos importantes: (1) Las proporciones de animales consumidos no cambiaron sustancialmente, aunque las tallas más afectadas pasaron de pequeñas y grandes a intermedias y, como consecuencia, aumentó sensiblemente el porcentaje de la biomasa consumida; y (2) En términos absolutos, aumentaron tanto la abundancia de los mejillones, como su predación.

La diferencia más notable entre los dos períodos es que, en términos de biomasa, el consumo de *L. fortunei* (en las jaulas no protegidas con respecto a las protegidas por la mallas de 40 mm y 15 mm) aumentó sustancialmente (Tabla 2; Fig. 26; Sylvester, 2006). En contraste, en términos de abundancia el aumento del consumo también fue perceptible pero muy inferior (Fig. 26). Esto se explica porque las tallas más consumidas aumentaron entre los dos períodos: El consumo de mejillones chicos (<1 mm) fue similar (2002-2004: 76%; 2012-2014: 74%). Para los mejillones >1 mm el consumo fue algo mayor (2012-2014: 73%; 2002-2004: 66%; Tabla 2). Pero el consumo de las tallas intermedias (3 a 22 mm) fue sustancialmente mayor en 2012-2014 (75%) que en 2002-2004 (60%) (Fig. 27 B, C; ver Datos Complementarios 1; Sylvester, 2006). Es probable que las valvas más frágiles de las tallas intermedias - en comparación con las mayores, en combinación con un tamaño que las convierte en presas más valiosas que sus conespecíficos de menor tamaño, haga especialmente vulnerable a este rango de tallas por sobre las otras. Las cifras obtenidas para 2012-2014 indican un valor mínimo de consumo, ya que

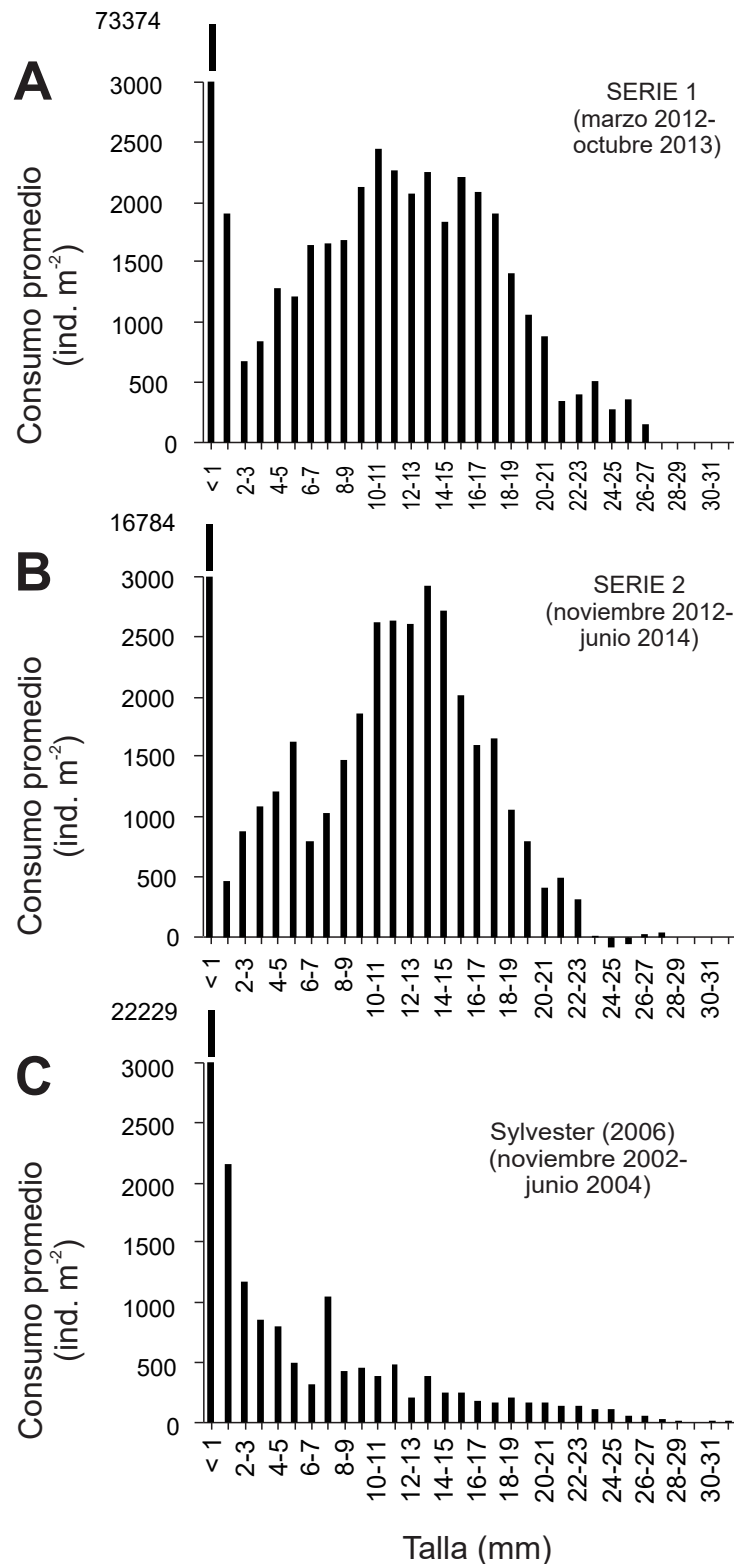


Fig. 27. Consumo medio de mejillones por parte de predadores por clase de talla. Estimaciones basadas sobre las diferencias en las abundancias en las jaulas desprotegidas en comparación con las protegidas por la malla de 15 mm (asumiendo ausencia de predación en las últimas), en los períodos experimentales correspondientes al presente trabajo, Serie 1 (marzo 2012-octubre 2013; A) y Serie 2 (noviembre 2012-junio 2014; B), y en 2002-2004 (datos de Sylvester, 2006; C). Los valores correspondiente a las tallas <1 mm (fuera de escala) se indican en las columnas correspondientes.

las redes de 15 mm de malla no proveen una protección total frente a los predadores (Sylvester, 2006).

Las diferencias en la colonización en función del tamaño de la malla protectora (Fig. 14, 15, 17 y 18) indican que los predadores que consumen *L. fortunei* abarcan una amplia gama de tamaños (ver predadores potenciales en Sección 2.4.5.). El consumo de mejillones en la jaula protegida por la red de 40 mm con respecto a la jaula protegida por la de 15 mm es en principio un indicador de la predación por animales de tamaño mediano, menores a 40 mm, que pueden ingresar a través de esta malla. Se evidencia que para los bivalvos de todas las tallas, la merma entre jaulas protegidas por mallas de 40 mm con respecto a las protegidas por mallas de 15 mm fue mayor en 2002-2004 (37%) que en 2012-2014 (9%) (Fig. 20 y 26; Tabla 3). Esto podría sugerir que la talla de los predadores que consumen *L. fortunei* también se modificó, ya que en 2012-2014 hay un menor consumo por predadores de talla <40 mm (con respecto a 2002-2004), pero el consumo por predadores de mayor tamaño (que predan sobre las poblaciones asentadas en las jaulas desprotegidas) aumentó.

Los resultados de este trabajo sugieren que frente a la sostenida expansión geográfica del mejillón dorado desde su introducción en América del Sur alrededor de 1990 (Oliveira et al., 2015), los predadores residentes han respondido a la presencia de la nueva presa, ejerciendo paulatinamente un impacto más intenso sobre sus poblaciones. Los valores de predación alcanzados en el delta inferior del Río Paraná son cercanos a las mayores tasas de consumo registradas hasta la fecha para *L. fortunei*. Por ejemplo, en el lago Ohshio (Japón), donde la especie ingresó en 2005, en sustratos desprotegidos (con respecto a protegidos con mallas de 25 mm) la merma fue de 32-89% (Nakano et al., 2010b). González-Bergonzoni et al. (2020) estimaron que, en el Río Uruguay, los peces reducen la abundancia del bivalvo en un 70%.

Estos datos sugieren que la utilización del molusco como fuente de alimento es muy importante, y aunque los efectos del tiempo post-invasión son perceptibles, aún son imprecisos. Los resultados de este trabajo sugieren que,

en el bajo delta del Paraná, en la década 2000-2010 hubo un aumento en la biomasa de mejillones, y en su consumo por parte de predadores. Sin embargo, estos resultados están basados en comparaciones entre los promedios de dos períodos anuales o bianuales, y por lo tanto ofrecen un panorama muy general. Las limitaciones de este estudio (ver Sección 2.4.7), así como el hecho que las poblaciones, tanto de organismos nativos como introducidos, sufren fluctuaciones interanuales, hacen plausible que estas tendencias sean parte de cambios interanuales, y no necesariamente una tendencia sostenida a largo plazo.

A pesar de que los mejillones son diezmados por los predadores, en Sudamérica sus poblaciones continúan creciendo y colonizando nuevos ambientes, y parece poco probable que la predación ejerza un control efectivo sobre esta especie. Su dispersión, muy rápida en la cuenca del Río de la Plata y varias otras cuencas menores de Argentina, Uruguay y el sur de Brasil (Boltovskoy et al., 2009; Oliveira et al. 2015), mermó en la última década, pero no se detuvo. Alrededor de 2016 colonizó la cuenca del Río San Francisco (Barbosa, 2016), y en 2019 fue registrado por primera vez en el embalse El Cadillal (Tucumán; Anónimo, 2019).

2.4.5. Predadores potenciales de *L. fortunei*

Aunque los cuerpos de agua donde está presente *L. fortunei* se ubican mayoritariamente en regiones tropicales y subtropicales de muy alta diversidad, y por lo tanto albergan una gran variedad de animales que pueden preda al mejillón, a excepción de los peces, la información sobre sus predadores es muy escasa y casi enteramente anecdótica.

Experimentos de inclusión/exclusión de predadores realizados en Argentina (Sylvester et al., 2007a) y en Japón (Nakano et al. 2010b) muestran que los juveniles tempranos (<1 mm) son la clase de tamaño más consumida. Los predadores no han sido estudiados, pero probablemente incluyen sanguijuelas, gasteropodos, copepodos y larvas de insectos, sugeridos como consumidores

comunes del mejillón cebra (Liebig, 1995, Molloy et al., 1997). Se ha observado que los cangrejos (*Zilchiopsis collastinensis*, *Trichodactylus borellianus*) se alimentan de *L. fortunei* (Torres et al., 2012, Carvalho et al., 2013).

La información sobre el mejillón dorado como recurso trófico para peces se basa casi en su totalidad en datos de América del Sur. En Asia, la información está restringida a algunas especies de China (Wang et al., 2018; Liu et al., 2019), Japón (Nakano et al., 2015b) y Tailandia (Grudpan et al., 2016).

Los peces son probablemente los consumidores más importantes de *L. fortunei* y son los únicos predadores de los que se pueden inferir algunos efectos en América del Sur (Fig. 28). Las investigaciones abarcan tanto estadíos larvales de peces que se alimentan de las larvas planctónicas del mejillón, como peces adultos (que consumen mejillones asentados). Aunque la contribución de velígeras a la dieta de las especies adultas de peces planctívoros es seguramente moderadamente importante, aún no hay estudios sobre esta vía trófica, probablemente debido a las dificultades asociadas con la identificación y cuantificación de larvas de mejillones en los estómagos de peces adultos. La información sobre el consumo de velígeras de *L. fortunei* por larvas de peces en América del Sur ha sido resumida por Paolucci y Thuesen (2015), concluyendo que, de los 25 taxones de peces estudiados, 18 consumen velígeras de *L. fortunei*, pero la contribución de las larvas de mejillón difieren entre especies, etapas de desarrollo y entornos. Las primeras larvas de peces (protolarvas) son los consumidores más activos de larvas velígeras, lo que podría mejorar la supervivencia de los peces ya que representan la etapa de vida en la que las tasas de mortalidad son más altas. Los datos de campo y los experimentos de laboratorio sugieren que los crustáceos planctónicos han sido reemplazados en gran medida por velígeras de *L. fortunei* en las dietas de varias especies de peces larvarios. Los resultados de laboratorio mostraron que las larvas de la especie dominante (en términos de biomasa) en la cuenca del Río de la Plata, el sábalo (*Prochilodus lineatus*), crecen significativamente más rápido cuando hay altas concentraciones de velígeras en su dieta. Estudios posteriores (Paolucci et al., 2017), sin embargo, sugirieron que en los cuerpos de agua lénticos donde las floraciones de cianobacterias en verano

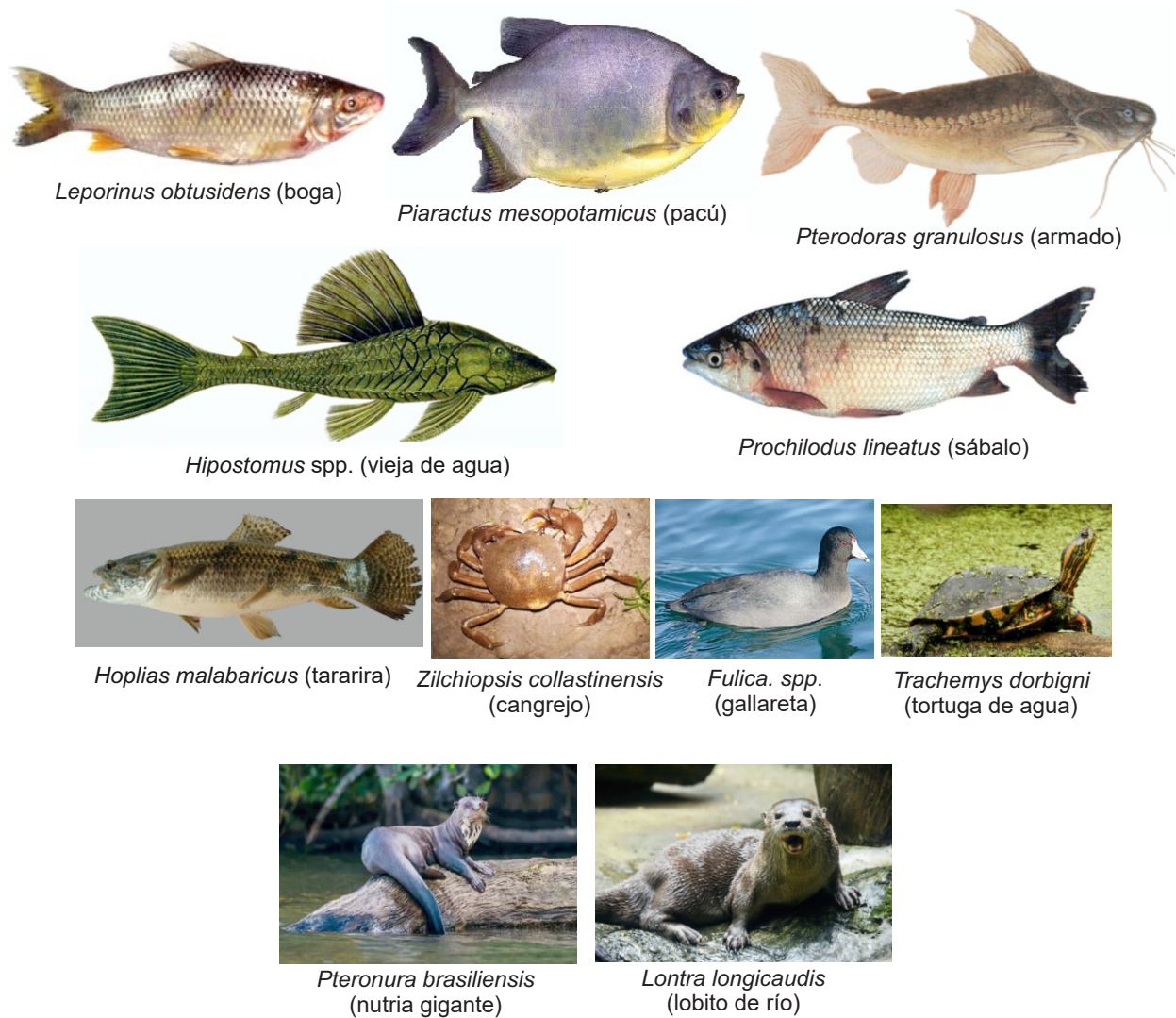


Fig. 28. Ejemplos de consumidores confirmados (peces, crustáceos, aves, reptiles) y presuntos (mamíferos) de *L. fortunei*. Imágenes de varias fuentes.

pueden suprimir la reproducción de *L. fortunei*, desvinculando así la demanda trófica de larvas de peces y la disponibilidad de veligeras, la proporción de velígeras en las dietas de larvas de peces puede disminuir sustancialmente.

En América del Sur, la alimentación de peces adultos con juveniles y adultos del mejillón dorado se ha abordado en muchos estudios. Una revisión exhaustiva de los resultados de 16 informes publicados entre 1998 y 2013 (Cataldo, 2015b) indicó que, en la Cuenca del Río de la Plata, 50 especies de peces se alimentan de *L. fortunei*. Estudios posteriores agregaron varias decenas de especies a este inventario. Cataldo (2015b) señaló que varias especies económicamente importantes, incluidos los peces considerados históricamente como omnívoros, iliófagos e ictiófagos, han cambiado sus hábitos alimenticios desde la introducción del mejillón, pasando de plantas, detritos y otros elementos a mejillones adultos. Los mejillones son consumidos por peces provistos de dientes que pueden aplastar y moler las conchas, así como por especies sin dientes que tragan especímenes enteros, generalmente seleccionando las clases de tamaño más pequeño. Sin embargo, no todas las especies de peces que ingieren mejillones son capaces de digerirlos. Mientras que en la mayoría de los casos el contenido intestinal de los peces muestra principalmente conchas trituradas y signos evidentes de digestión tisular, en algunos se encuentran mejillones intactos, aunque generalmente muertos (Oliveira et al., 2010c; Belz et al., 2012; de Ávila-Simas et al., 2019).

Muchos de los estudios (revisados por Cataldo, 2015b), así como varios otros (Vieira y Lopes, 2013; Isaac et al., 2014; Melo de Rosa et al., 2014; Brancolini et al., 2015; Godoy et al., 2018; Melo de Rosa et al., 2018; de Ávila-Simas et al., 2019; Morato et al., 2019; Melo de Rosa et al., 2021) realizaron valoraciones cuantitativas de la importancia de *L. fortunei* en la dieta de los peces. Se reportaron altas tasas de consumo de mejillón para ~30 especies nativas y no nativas de agua dulce, así como algunas migratorias marinas, como la corvina americana (*Micropogonias furnieri*; López Armengol y Casciotta, 1998).

Estudios recientes realizados en el río Uruguay concluyeron que 28 de las 81 especies de peces registradas se alimentan de *L. fortunei* y concluyeron que el mejillón es responsable de una proporción significativa (~30-66%) de la biomasa de peces de 8 especies numéricamente dominantes (González-Bergonzoni et al., 2020). Resultados similares, también basados en el contenido intestinal, se obtuvieron en un embalse del sur de Brasil, lo que demuestra que las presas no nativas son una fuente de alimento esencial para la fauna de peces, alimentando más del 40% de la biomasa en cuatro especies de peces dominantes que representan el 80% de la biomasa total de peces. En este caso, la principal presa no autóctona fue el camarón *Macrobrachium amazonicum*, seguido de *L. fortunei* (Melo de Rosa et al., 2021).

Los experimentos de inclusión/exclusión de depredadores muestran que entre el 70% y >90% de la producción de mejillón es consumida por los predadores, la mayoría de los cuales son presumiblemente peces (Sylvester et al., 2007a; Nakano et al., 2010b; Duchini et al., 2018; González-Bergonzoni et al., 2020; Silva et al., 2021). Es probable que estos efectos sean muy significativos no solo para las especies que consumen mejillón, sino también para aquellas que se benefician indirectamente de este nuevo recurso alimentario, incluidas las grandes especies ictiófagas que se alimentan de *L. fortunei*, así como los peces iliófagos en particular el sábalo (*Prochilodus platensis*) que consumen los sedimentos enriquecidos con materia orgánica por las heces y pseudoheces de mejillón (Tokumon et al., 2018).

La disponibilidad de *L. fortunei* como recurso alimenticio novedoso en la cuenca del Río de la Plata probablemente ha tenido un gran impacto en las poblaciones de peces locales. Los ríos Paraná y Uruguay, donde los organismos filtradores nativos son escasos, desagotan al mar entre 1.000.000 y 2.000.000 de toneladas de carbono orgánico particulado por año (Depetris y Kempe, 1993). Se desconoce cuánto de este carbono orgánico es interceptado y retenido en el sistema por los mejillones en una forma disponible para los organismos que no pueden alimentarse de pequeñas partículas suspendidas, pero probablemente sea importante. Se sugirió que el hecho que una gran fracción de esta materia orgánica se retenga en los sedimentos (Tokumon et

al., 2018) incrementó los desembarques y exportaciones de sábalo (*Prochilodus lineatus*) después de la propagación de *L. fortunei* (Boltovskoy et al., 2006). *P. lineatus* es una especie intensamente explotada y estrictamente iliófaga que representa hasta >60% de las capturas y biomasa totales de peces en la cuenca del Río de la Plata (Bonetto, 1986), y ~80-90% de las exportaciones argentinas de peces de agua dulce (Iwaszkiw, 2005; Scarabotti et al., 2021). Sin embargo, aunque los desembarques argentinos de sábalo alcanzaron un pico notable unos años después de la introducción del mejillón (Boltovskoy et al., 2006), y la tendencia se mantuvo positiva entre 1994 y 2019 (Scarabotti et al., 2021), los desembarques y exportaciones están sujetos a numerosas variables, incluidos los ciclos hidrológicos y la conectividad entre hábitats, la gestión, las regulaciones pesqueras y la presión de explotación, el tipo de cambio y las tendencias del mercado, etc. (Baigún et al., 2013), lo que complica desentrañar los efectos de estos factores. Los datos de otras especies de peces muestran tendencias mixtas (Scarabotti et al., 2021), lo que complica aún más las interpretaciones de los impactos del mejillón en los cambios a largo plazo en la abundancia de peces.

Se ha sugerido y observado que reptiles, aves acuáticas y mamíferos consumen mejillones (Bujes et al., 2007; Silvester et al., 2007a; Boltovskoy et al., 2009; Cardoso, 2014; Vezzosi et al., 2014; Fig. 28), pero, con pocas excepciones, los datos son fragmentarios y se desconoce la contribución del mejillón a la dieta de estos predadores. Algunos trabajos sugieren que este subsidio trófico puede ser importante; por ejemplo, las tortugas *Phrynops hilarii* y *Trachemys dorbigni* consumieron el 40% y 37%, respectivamente, de los mejillones ofrecidos, pero estos valores se basaron en condiciones experimentales (Cardoso, 2014), que pueden o no reflejar las tasas reales de consumo en la naturaleza.

Un vacío particularmente llamativo es la contribución del mejillón a la dieta de las aves acuáticas que, a juzgar por la información sobre *Dreissena* spp. en el hemisferio norte (Wormington y Leach, 1992; Hamilton et al., 1994; MacIsaac, 1996; Molloy et al., 1997; Werner et al., 2005; Burlakova et al., 2023), es probable que se beneficien de este recurso trófico (pero también pueden servir

como un nexo importante para la transferencia de contaminantes a niveles tróficos superiores; Mazak et al., 1997). El delta del río Paraná alberga alrededor de 80 especies de aves acuáticas (Bó et al., 2002), y muchos más están presentes más al norte, en las áreas brasileñas colonizadas por el mejillón dorado (Donatelli et al., 2014). Muchos de estos (cormoranes, gallaretas, gaviotas, patos, cisnes y otros) se alimentan de recursos sumergidos, incluidos detritos, juncos, peces, larvas de insectos y moluscos, pero no se ha investigado el consumo de *L. fortunei*. La única observación anecdótica es la de *Fulica* spp. (gallareta) en el embalse de Río Tercero (Argentina) que se ha observado emergiendo con *L. fortunei* en el pico (M. Hechem, comunicación personal).

Varios mamíferos carnívoros acuáticos sudamericanos, como el mapache cangrejero (*Procyon cancrivorus*), la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) y la nutria de río (*Lontra longicaudis*) probablemente también consumen mejillones dorados (Sylvester y Sardiña, 2015), ya que estas especies se alimentan principalmente de peces, crustáceos y moluscos (Parera, 2002). En el sur de Brasil, se ha observado que *L. longicaudis* produce heces con restos de *L. fortunei*, pero estas pueden provenir de peces que comen *L. fortunei* o de la predación del propio molusco (Brandt, 2004).

2.4.6. Hipótesis sobre la resistencia y la facilitación de las invasiones biológicas por parte de las especies residentes

Si bien requieren registros multianuales o multidecadales detallados y razonablemente homogéneos, existen varios estudios de los efectos de las especies introducidas a largo plazo (Kats y Ferrer, 2003; Strayer et al., 2006; Strayer et al., 2011; Burkett y Jude, 2015; Strayer et al., 2019a; Burlakova et al., 2021; Granse et al., 2021; Perales et al., 2021; Shields et al., 2021; Pothoven y Vanderploeg, 2022). En muchos de ellos se han observado cambios importantes, frecuentemente debidos a que tanto el invasor como la comunidad invadida pueden sufrir adaptaciones morfológicas, fenológicas o comportamentales (Strauss et al., 2006; Luukkonen et al., 2014).

Los procesos que desencadenan estas interacciones operan en diferentes escalas de tiempo, desde días hasta muchas generaciones, y pueden cambiar la intensidad e incluso la dirección de los efectos (Carlsson y Strayer, 2009). Las especies introducidas exitosas pueden desplazar a una presa nativa que anteriormente formaba parte de la dieta del depredador nativo, pero también ellas mismas representar una abundante presa potencial (Watzin et al., 2008; Carlsson et al., 2009). Los predadores nativos que pueden cambiar su consumo por el nuevo recurso pueden seguir siendo abundantes, o inclusive aumentar sus poblaciones, y hasta controlar la población introducida. Aunque muchos predadores nativos pueden alimentarse de presas introducidas muy diferentes a las nativas, ello requiere un proceso de aprendizaje y plasticidad fenotípica (Carlsson et al., 2009).

El aumento en el consumo del mejillón dorado observado en el presente estudio a lo largo de una década puede explicarse por varios mecanismos, no mutuamente excluyentes. Estos incluyen aprendizaje, transmisión social, plasticidad fenotípica, cambios en la morfología y adaptaciones en las poblaciones de los predadores en los hábitats invadidos (Carlsson y Strayer, 2009; Carlsson et al., 2009). El aumento del consumo puede deberse tanto a un cambio de comportamiento de los predadores por una adaptación al nuevo ítem alimentario (por ejemplo, el desarrollo de piezas bucales más fuertes permitiéndoles desprender a los moluscos y romper sus valvas; Mittelbach et al., 1999), como a un aumento de sus densidades poblacionales como consecuencia de la mayor disponibilidad de alimento. Existen reportes de una intensa predación de *L. fortunei* por peces tales como la boga (Penchaszadeh et al., 2000) rayas, bagres, armados, surubíes y viejas del agua (Montalto et al., 1999), y muchas otras (ver Sección 2.4.5.; González-Bergonzoni et al., 2020) así como de cambios en la dieta después del ingreso del bivalvo en la cuenca (Ferriz et al., 2000).

La liberación del enemigo ocurre cuando los enemigos (predadores, parásitos, patógenos) del rango nativo no son transportados e introducidos junto con su presa (u hospedador), y los enemigos del rango introducido no pueden utilizar

al invasor como recurso alternativo (Keane y Crawley, 2002). Estas situaciones pueden crear condiciones favorables para que una especie introducida prospere y se convierta en invasora. Sin embargo, si bien este mecanismo ha sido observado en algunos casos, en muchos otros fue descartado como evidencia del éxito de las invasiones y, en líneas generales, es muy dependiente del contexto (Shurin et al., 2002; Colautti et al., 2004; Liu y Stiling, 2006; Shurin et al., 2006; Prior et al., 2014; Pintor y Byers, 2015; Meijer et al., 2016; Pedersen et al., 2016).

Se ha sugerido que algunas interacciones interespecíficas y los efectos de los enemigos son más intensos en sistemas acuáticos que en los sistemas terrestres (Prior et al., 2014), y son menos frecuentes en ambientes estresantes o perturbados (Menge y Sutherland, 1987; Hunter y Price, 1992; Halaj y Wise, 2001; Shurin et al., 2002). Por ejemplo, Prior et al. (2014) concluyeron que la liberación del enemigo es particularmente importante en las invasiones de agua dulce, y tiene efectos más importantes en plantas y vertebrados que en invertebrados. Sin embargo, las evidencias analizadas son conflictivas. En el caso particular del mejillón dorado, nuestros resultados no respaldan la hipótesis que la liberación de sus predadores haya sido un factor decisivo para la proliferación y expansión de este animal en los cuerpos de agua dulce de Sudamérica. Es más probable que sea su modo de vida (sésil, arraigado a sustratos duros, filtrador, con larvas planctónicas) lo que haya determinado que prosperara por ocupar un nicho vacante en estas aguas interiores (Boltovskoy, 2015b).

2.4.7. Limitaciones del estudio

Nuestros experimentos no fueron replicados porque la posibilidad de establecer réplicas verdaderas en este tipo de estudios es prácticamente inviable. Idealmente, estas réplicas deberían consistir en tandas de sustratos adicionales instaladas en paralelo de manera idéntica o al menos en condiciones similares a alguna distancia. Esta opción era imposible de llevar a cabo en este trabajo, debido a que el muelle donde fueron colocados los

sustratos experimentales no contaba con el espacio suficiente para albergar más dispositivos. Ubicar sustratos adicionales como réplicas a más distancia del área de estudio (por ejemplo en otro muelle de la zona) podría generar fuentes de variación múltiples y en muchos casos impredecibles (e.g., velocidad del flujo del agua, distinto nivel de perturbación por oleaje por tránsito de embarcaciones, distinto tipo de fondo, diferentes condiciones de iluminación, diferente presencia de predadores, etc.), que dificultarían la individualización de las relaciones causales. Dado que en este diseño experimental el resultado de cada sustrato retirado es el producto de los efectos acumulativos de todos los períodos previos (registrados en los sustratos extraídos anteriormente), más el período transcurrido desde la última extracción (Fig. 13), cada fecha de extracción integra o "replica" el historial de las previas. Errores groseros en nuestras mediciones habrían aparecido como discontinuidades en las series temporales, hecho que fue muy poco frecuente, y las variaciones observadas generalmente tuvieron forzantes externos claros. Por lo tanto, consideramos que las incertidumbres asociadas con la falta de réplicas no afectaron significativamente las tendencias generales encontradas.

La falta de réplicas, sin embargo, impidió algunos análisis por el hecho que las jaulas retiradas en una misma fecha de muestreo formaban parte del mismo armazón y, por lo tanto eran potencialmente no independientes. Por este motivo, los patrones temporales no fueron analizados más que de manera general y sin recurrir a análisis estadísticos.

En el presente estudio la jaula protegida con la malla de 15 mm se considera como jaula "control", es decir, sin predación. Sin embargo, estudios previos mostraron que incluso en esta jaula existe predación sobre el mejillón dorado, principalmente sobre los reclutas (<1 mm) y los mejillones de talla pequeña. Sylvester (2006) utilizó 4 jaulas experimentales en cada sustrato, incluyendo las tres del presente trabajo y una adicional cubierta por una red de 5 mm (que en aquel estudio representaba la condición de predación nula). En nuestro caso el diseño experimental fue el mismo, pero las jaulas de 5 mm mostraron el asentamiento de juveniles sobre la mallas desde el inicio. Al principio, esto no parecía afectar el curso de los experimentos, pero a medida que estos

mejillones crecían fueron tapando las redes, impidiendo el flujo de agua a través de la malla y generando la acumulación de sedimentos sobre y dentro del sustrato y la muerte de la mayoría de los bivalvos asentados. Por lo tanto, estas jaulas de 5 mm fueron descartadas en este estudio, pero es importante mencionar que en los resultados de Sylvester (2006) (donde estas jaulas también eventualmente se taparon con sedimentos, aunque más lentamente) se observa que las jaulas de 5 y 15 mm mostraron diferencias significativas en biomasa. Sylvester (2006) concluyó que, comparadas con las de 5 mm, en las jaulas de 15 mm había un consumo del 34% de la biomasa total de mejillones. Esto sugiere que aunque los valores de consumo obtenidos en el presente estudio son elevados, seguramente están subestimados, ya que la malla de 15 mm no ofrece protección total.

Otro punto importante es que las diferencias de abundancia y biomasa entre las jaulas protegidas y las desprotegidas pudo deberse no solamente a la predación, sino también a otras variables, en particular diferencias en las tasas de asentamiento de larvas debidas a la presencia de conespecíficos, o diferencias en la supervivencia de los mejillones como consecuencia de los sedimentos sobre las superficies de colonización de las jaulas protegidas y desprotegidas. También las mallas protectoras pudieron haber tenido, además de su función específica (i.e., limitar el acceso de los predadores), efectos sobre las variables respuesta medidas debido a la reducción de las corrientes y la turbulencia en las jaulas con mallas de menor tamaño. Esto puede haber favorecido la permanencia de los organismos (tanto mejillones como invertebrados asociados) en las jaulas cubiertas con mallas más cerradas (15 mm), que en las de 40 mm y las desprotegidas.

Si bien estas fuentes de variabilidad, así como otras menos obvias, como la ubicación de los sustratos, diferencias en los períodos de exposición al aire, o variaciones estacionales en la turbidez debida a vientos, corrientes y el tránsito de embarcaciones, entre otras, son probables, consideramos que su efecto fue substancialmente menor que los impactos de los consumidores y la estacionalidad temporal.

3. Efectos de *Limnoperna fortunei* sobre la fauna acompañante de invertebrados bentónicos

3.1. Introducción

Si bien muchas interacciones biológicas involucran perjuicios o beneficios unilaterales (relaciones predador/presa, parasitismo) o mutuos (simbiosis, mutualismo, competencia), en el campo de la ecología de las invasiones biológicas, gran parte de los estudios centran su interés en los impactos negativos, tanto ecológicos como económicos, de las especies introducidas (Kuebbing y Núñez, 2018; Boltovskoy et al., 2021b; Diagne et al., 2021), la competencia y la predación (Jackson, 1981; Peters, 1991), y las perturbaciones físicas y el estrés fisiológico en la regulación de las poblaciones y estructuración de comunidades (Boucher, 1985). Sin embargo, un número creciente de investigaciones sugiere que la facilitación de las comunidades nativas por parte de las especies introducidas es un fenómeno tan generalizado como los efectos negativos (Bruno y Bertness, 2001; Stachowicz, 2001; Hobbs et al., 2006; Boltovskoy et al., 2021a; Burlakova et al., 2023). La inclusión de la facilitación en la interpretación de los efectos de las especies introducidas es crucial para una comprensión holística de la conservación de las comunidades naturales. Varias hipótesis intentan predecir cómo los efectos negativos de los predadores o la competencia controlan la composición de la comunidad (Stachowicz y Hay, 1999; Stachowicz et al., 2002). Sin embargo, la influencia de la competencia puede ser opacada por otros procesos e interacciones positivas que “mejoran” el hábitat y pueden resultar en una relación directa entre diversidad de especies y propiedades comunitarias (por ejemplo, biomasa, ocupación de espacio, productividad y resistencia a perturbaciones; Mulder et al., 2001).

La facilitación es un proceso clave a nivel de la comunidad (Boucher, 1985), y si bien la cantidad de ejemplos de impactos negativos de las especies

introducidas es innumerable, en la mayoría de los casos estos efectos son neutros o mixtos, y frecuentemente positivos sobre los residentes (Bonanno, 2016; Davis, 2009; Cassini, 2020; Vimercati et al., 2020; Albertson et al., 2021; Boltovskoy et al., 2021b). Las interacciones positivas podrían cambiar los aspectos fundamentales y la forma de entender las invasiones biológicas. Uno de los puntos fundamentales en muchas comunidades, es la existencia de especies conocidas como fundadoras (Dayton, 1972; Bruno y Bertness, 2001), o ingenieras de ecosistemas, que proporcionan hábitats para otras especies y, en su ausencia, la diversidad y, sobre todo, la abundancia de especies nativas y no nativas a menudo declina (Bruno y Bertness, 2001). Estas especies ingenieras (Dayton, 1972; Crooks, 2002) crean un refugio espacial del estrés del medio ambiente y/o de la predación, y pueden afectar positivamente poblaciones de especies asociadas (Huffaker 1958; Dayton 1975; Woodin, 1978; Hay, 1986) y facilitar otras especies al aumentar la disponibilidad de recursos (Eckman, 1985; Eckman et al., 1989). En este aspecto, las especies facilitadoras también a menudo aumentan el rango de distribución de las especies dependientes de ellas en diversas escalas espaciales (Bertness y Callaway, 1994; Bertness et al., 1999).

Los animales introducidos que alteran el hábitat están entre los organismos facilitadores mejor estudiados. Un ejemplo paradigmático es el mejillón *D. polymorpha* que ha tenido enormes impactos ecológicos (MacIsaac, 1996; Ricciardi et al., 1998), entre los que se encuentran la disminución del fitoplancton (Reeders et al., 1993), el aumento de las tasas de sedimentación y las proporciones de material orgánico en el fondo mediante la producción de heces y pseudoheces (que contribuyen a la alimentación de especies infaunales; Leppäkoski, 1984), el aumento de la diversidad de invertebrados bentónicos (Witman, 1985; Stewart y Haynes, 1994), el aumento de macrófitas y la claridad del agua (MacIsaac, 1996), entre otros tantos efectos.

Como especie ingeniera de ecosistemas, *L. fortunei* (Darrigran y Damborenea, 2011) también genera facilitación en los ambientes que ocupa, con impactos particularmente importantes sobre la abundancia y, frecuentemente, la diversidad de la fauna bentónica (Sylvester y Sardiña, 2015; Sylvester et al.,

2007b; Karatayev et al., 2010; Kapusta y Fagondes de Freitas, 2012). Por otro lado, la presencia de *L. fortunei* puede homogeneizar la diversidad de los invertebrados bentónicos (Karatayev et al., 2010, Sardiña et al., 2011). En general, los organismos que se benefician de la presencia del mejillón son algunos que se alimentan raspando las superficies y los detritívoros que viven entre los depósitos de heces y pseudoheces, aunque la facilitación no es universal, varía entre taxones, y aún para el mismo grupo se han reportado efectos opuestos (Sylvester y Sardiña, 2015). En líneas generales, los hydracarina y los taxones sésiles, como los hidroides, los crustáceos meiofaunales móviles, nematodos e insectos acuáticos tienen efectos positivos. Para Hirudinea, Oligochaeta, gasteropodos y dípteros se han informado impactos tanto positivos como negativos, y sobre los bivalvos los efectos parecen mayormente negativos (Darrigran et al., 1998, 2000; Mansur et al., 2003; Scarabino, 2004, Sylvester et al., 2007b, Sardiña et al., 2008, 2009, 2011, Karatayev et al., 2010).

La información disponible de la evolución temporal de los impactos de *L. fortunei* sobre la fauna asociada a sus poblaciones es casi inexistente. Este problema es crítico para nuestra comprensión de las influencias a largo plazo de los mejillones, porque sus poblaciones y las interacciones que establecen con los organismos residentes pueden cambiar significativamente con el tiempo transcurrido después de la introducción (Stanczykowska, 1977; Burlakova et al., 2006; Strayer y Malcom, 2006, 2014). Además, los efectos de los lechos de mejillones sobre los invertebrados residentes cambian en función de diversas variables (Sardiña et al., 2011; Boltovskoy y Correa, 2015).

3.2. Objetivos e hipótesis

Nuestro objetivo principal fue evaluar si la facilitación de la fauna de invertebrados asociados a los bancos de *L. fortunei*, medida como la abundancia de los grupos de invertebrados en los sustratos experimentales en las zonas con y sin mejillones grandes (>1 mm), es influenciada por la presión de predación, dada por un mayor grado de exposición de los sustratos

experimentales a los consumidores. Además, evaluamos la presencia de cambios, su tendencia, magnitud y causas probables, entre los años 2002-2004 (Sylvester, 2006) y 2012-2013, en la presión de predación y sus efectos facilitadores sobre los invertebrados asociados con los bancos de bivalvos

La hipótesis principal es que una mayor presión de predación, representa condiciones más desventajosas para los invertebrados bentónicos asociados a los bivalvos. Por otro lado, anticipamos que en condiciones de mayor exposición, los demás invertebrados muestren una mayor tendencia a ubicarse en las zonas con mayor refugio que ofrecen los bancos de mejillones asentados en el sustrato, donde además es más abundante la materia orgánica derivada de las heces y pseudoheces del molusco.

En este contexto, se evalúan dos efectos potenciales opuestos: (1) el suministro de refugio y alimento por parte de *L. fortunei* a otros invertebrados (que, por lo tanto, deberían ser más abundantes entre los mejillones que en sitios desprovistos de ellos), en oposición a (2) la posibilidad que los lechos de *L. fortunei* sean en sí mismos un atractivo para los depredadores que se alimentan de los mejillones y de la fauna asociada a ellos, y por lo tanto el aumento de la presión de predación dentro de estos refugios supere los probables beneficios para la fauna asociada.

3.3. Métodos

Los efectos sobre la colonización y supervivencia de los invertebrados bentónicos por parte de *L. fortunei* se evaluaron utilizando los sustratos experimentales descritos en el capítulo anterior (ver Capítulo 2, Sección 2.3). Para estos análisis, usamos únicamente los datos experimentales de la Serie 1. Se llevó a cabo la identificación y conteo de los invertebrados en las zonas cubiertas por mejillones grandes (>1 mm) y zonas sin colonizar (ver Sección 2.3). Dado que hasta la tercera fecha de extracción no se observaron mejillones grandes en los sustratos, por lo que no era posible identificar las zonas con y sin mejillones >1 mm, en esta Serie sólo se utilizaron las jaulas

protegidas por redes de 40 mm y las jaulas desprotegidas a partir de la cuarta fecha de extracción. En consecuencia, para la comparación de las zonas con y sin mejillones grandes se utilizaron nueve fechas. Las jaulas protegidas con mallas de 15 mm se excluyeron de estos análisis porque fueron totalmente colonizadas por mejillones grandes después de ~200 días en el agua, y por ende carecían de zonas sin *L. fortunei* >1 mm (ver Fig. 13).

Luego de la recuperación de cada sustrato se llevaron las muestras al laboratorio donde se tamizaron en húmedo a través de una malla de 75 µm para eliminar el sedimento. Se obtuvieron submuestras utilizando el submuestreador Folsom (McEwen et al., 1954), que fueron analizadas bajo lupa binocular para evaluar los invertebrados bentónicos presentes en los sustratos en las zonas con y sin mejillones >1mm. Para cada sustrato y tipo de zona se procesó una cantidad suficiente de submuestras como para llegar a contabilizar 50 o más individuos de cada taxón dominante, o la mitad de la muestra para aquéllas con menos organismos, contabilizándose en total 2095 Oligochaeta, 1803 Nematoda, 95 Hirudinea, 345 Rotifera, 65 Copepoda, 75 Chironomidae, 16 Cladocera, 34 Tardigrada, 13 Gasteropoda, 1 Hydracarina, 6 Amphipoda y 4 Nauplii.

Los invertebrados se clasificaron en categorías taxonómicas mayores (phylum, clase u orden) utilizando claves específicas para cada uno de los grupos encontrados (Bottrell et al., 1976; Smock, 1980; Feller y Warwick, 1988; Benke et al., 1999). Para cada grupo, calculamos los biovolúmenes de los invertebrados y usamos conversiones de volumen a peso seco disponibles en la literatura para calcular su biomasa. Las conversiones de volumen a peso seco utilizadas fueron:

Oligochaeta: biomasa (mg) = biovolumen (cm³) x 1,13 x 0,15 (Sylvester et al., 2007b)

Nematoda: biomasa (mg) = biovolumen (cm³) x 1,13 x 0,25 (Feller y Warwick, 1988)

Hirudinea, Rotifera, Copepoda, Tardigrada, Hydracarina: biomasa (mg) = biovolumen (cm³) x 1,13 x 0,20 (Feller y Warwick, 1988)

Para los grupos restantes, utilizamos las conversiones de longitud a peso seco:
Chironomidae: biomasa (mg) = $0,0018 \times \text{longitud corporal (mm)}^{2,617}$ (Benke et al., 1999)

Amphipoda: biomasa (mg) = $0,019 \times \text{longitud corporal (mm)}^{2,46}$ (Smock, 1980)

Gasteropoda $\leq 10,5$ mm: biomasa (mg) = $0,257 \times \text{longitud corporal (mm)} - 0,217$ (Eckblad, 1971)

Gasteropoda $> 10,5$ mm: $\text{Ln biomasa (mg)} = 0,392 \times \text{longitud corporal (mm)} - 3,044$ (Eckblad, 1971)

Cladocera: $\text{Ln biomasa } (\mu\text{g}) = 1,7512 + 2,6530 \times \text{Ln longitud corporal (mm)}$ (Bottrell et al., 1976)

Nauplii: $\text{Ln biomasa } (\mu\text{g}) = 1,9526 + 2,3990 \times \text{Ln longitud corporal (mm)}$ (Bottrell et al., 1976).

Las diferencias de abundancia y biomasa de invertebrados acompañantes en función de la protección y de la zona en cada sustrato (con mejillones grandes vs. sin mejillones grandes) se analizaron con modelos lineales generalizados (GLM) y contrastes LSD Fisher. Se utilizó una distribución Poisson de los errores, recomendada para los datos de recuento y confirmada gráficamente y mediante el parámetro de dispersión (McCullagh y Nelder, 1983), excepto cuando hubo sobre o subdispersión de los datos, en cuyo caso se utilizaron distribuciones cuasi-Poisson. Solamente se analizaron los resultados obtenidos para los grupos más abundantes (oligoquetos, nematodos e hirudíneos), dado que, debido a su escasez, las estimaciones de la abundancia de los demás invertebrados fueron insuficientemente precisos. En todos los análisis estadísticos se utilizó un nivel de significación de $\alpha = 0,05$.

3.4. Resultados y discusión

3.4.1. Efectos de *L. fortunei* sobre los invertebrados asociados

Los invertebrados registrados en asociación con *L. fortunei* comprendieron una amplia gama de grupos incluyendo Oligochaeta, Nematoda, Hirudinea, Rotifera, Tardigrada, Copepoda, Cladocera, Chironomidae, Gasteropoda,

Hydracarina, Amphipoda, y nauplii, aunque solamente los tres primeros fueron comunes y suficientemente abundantes a lo largo del estudio para permitir el análisis de su densidades en función de la protección frente a los predadores y la presencia de mejillones >1mm (Fig. 29).

En total, se contaron 4837 invertebrados, de los cuales el 46 y 39% fueron Oligochaeta y Nematoda, respectivamente (ver detalles en Datos Complementarios 2); Oligochaeta y Nematoda compartieron las siguientes tendencias: (1) las abundancias de ambos grupos exhibieron un marcado patrón estacional, disminuyendo durante el verano y aumentando a fines de invierno-primavera (Fig. 29 A y B, 30 A y B); (2) en las jaulas protegidas las abundancias y biomاسas fueron significativamente más altas que en las jaulas sin protección (Tabla 5, Fig. 29 A y B; Fig. 30 A y B); y (3) las jaulas protegidas por mallas de 15 mm albergaron significativamente más animales que las protegidas con mallas de 40 mm (Tabla 5, Fig. 30 A y B).

Los Hirudinea fueron mucho más escasos que Oligochaeta y Nematoda, y su comportamiento estacional fue menos consistente. Sus densidades estuvieron más estrechamente asociadas con las de los mejillones grandes y el concomitante aumento gradual de la biomasa de bivalvos (Fig. 29 C y 30 C), que con sus ciclos reproductivos, presumiblemente responsables de los patrones estacionales de Oligochaeta y Nematoda (Fig. 29 A, B y 30 A, B; ver más adelante). Las jaulas no protegidas mostraron densidades y biomاسas de Hirudinea mucho más bajas que las jaulas protegidas contra la predación (aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas; Tabla 5), y las diferencias entre las protegidas con mallas de 15 y 40 mm fueron menores y menos consistentes que para Oligochaeta y Nematoda (Fig. 30 C).

Si bien los grupos restantes fueron menos abundantes y sus densidades y biomاسas no permitieron un análisis exhaustivo, a título comparativo los datos correspondientes se muestran en las tablas y datos complementarios (Tabla 6 y 7; ver Datos complementarios 2).

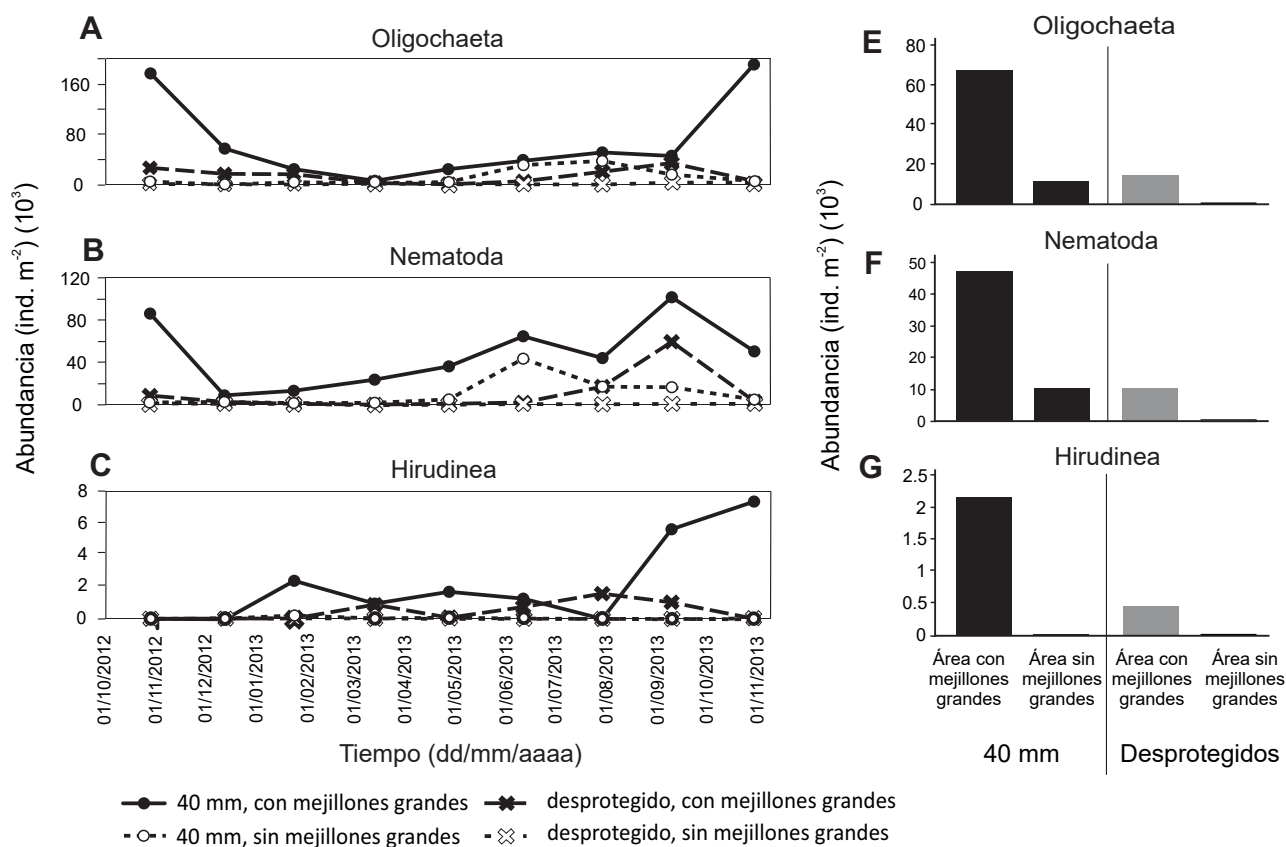


Fig. 29. Perfiles temporales (A-C) y abundancia promedio (E-G) de invertebrados dominantes en áreas colonizadas por *L. fortunei* y áreas sin colonizar. Las primeras tres fechas de muestreo están excluidas porque aún no había presencia de bancos de mejillones grandes en los sustratos.

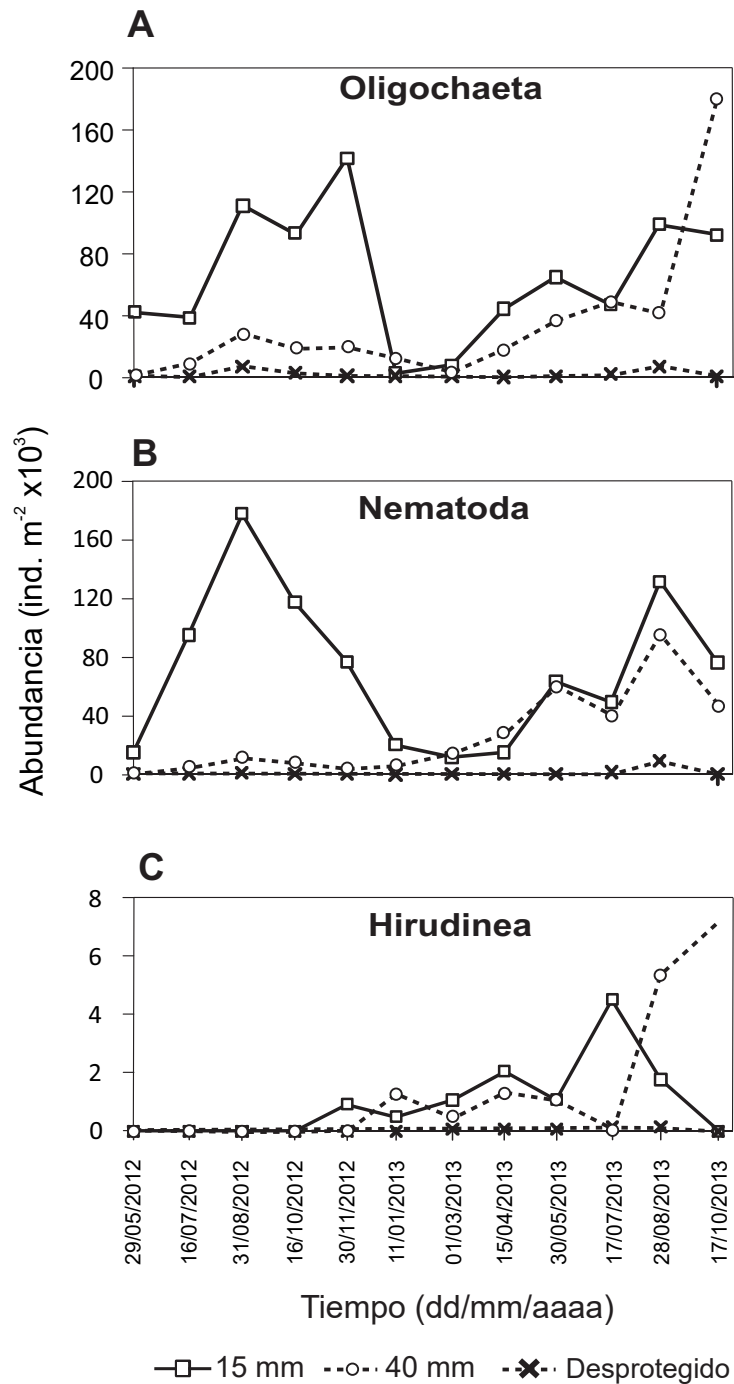


Fig. 30. Cambios temporales en la abundancia de los invertebrados asociados a los bancos de mejillones en jaulas protegidas y no protegidas (áreas con y sin *L. fortunei* agrupadas) (Serie 1, marzo 2012-octubre 2013). De Duchini et al. (2018).

	Malla de 15 mm	Malla de 40 mm	Sin malla (desprotegido)	F	p	Contrastes LSD Fisher
Abundancia (ind. m⁻²)						
Oligochaeta	65.111	35.299	2.152	5,66	0,008	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Nematoda	70.926	27.397	1.430	8,78	0,001	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Hirudinea	990	1.390	39	1,60	0,218	15 mm = 40 mm = desprot.
Biomasa (mg peso seco. m⁻²)						
Oligochaeta	685	372	23	5,66	0,008	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Nematoda	22	9	0	8,78	0,001	15 mm ≠ 40 mm ≠ desprot.
Hirudinea	206	289	8	1,60	0,218	15 mm = 40 mm = desprot.

Tabla 5. Pruebas estadísticas (Modelos lineales generalizados, distribución de Poisson/cuasi-Poisson) de las diferencias entre la densidad y la biomasa de invertebrados más abundantes en jaulas protegidas por mallas y desprotegidas correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012 - octubre 2013). Los valores detallados son promedios para todo el período experimental (N=12). Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$).

	Abundancia (ind. m ⁻²)			Biomasa (mg peso seco. m ⁻²)		
	15 mm	40 mm	Desprotegido	15 mm	40 mm	Desprotegido
Rotifera	2.052,00	4.127,00	565,00	0,87	1,75	0,24
Copepoda	567,00	556,00	80,00	1,38	1,36	0,20
Chironomidae	438,00	309,00	177,00	56,91	40,13	23,00
Tardigrada	824,00	153,00	36,00	0,32	0,06	0,01
Gastropoda	0,00	108,00	16,00	0,00	19,81	3,02
Cladocera	162,00	141,00	44,00	0,12	0,10	0,03
Amphipoda	299,00	22,00	17,00	1,51	0,11	0,08
Nauplii	0,00	47,00	6,00	0,00	0,00	0,00
Hydracarina	6,00	6,00	0,00	0,01	0,01	0,00

Tabla 6. Densidad y biomasa media de los invertebrados menos abundantes registrados en los sustratos experimentales (áreas con y sin *L. fortunei* agrupadas, N=12) de la Serie 1 (marzo 2012 - octubre 2013).

	40 mm		Desprotegido	
	Promedio en el área con mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área sin mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área con mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área sin mejillones grandes (>1 mm)
Rotifera	1.088	1.885	1.526	264
Copepoda	845	372	1.075	8
Chironomidae	521	179	1968	70
Tardigrada	142	238	161	25
Gastropoda	130	115	158	8
Cladocera	187	57	549	0
Amphipoda	31	0	114	9
Nauplii	62	57	57	0
Hydracarina	0	45	0	0

Tabla 7. Densidades promedio (ind. m⁻²) de los invertebrados menos abundantes registrados en los sustratos experimentales desprotegidos, y los protegidos con malla de 40 mm, en áreas con y sin mejillones grandes (>1 mm) correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012 - octubre 2013). Los datos están basados en las nueve fechas de observación cuando las áreas con y sin mejillones fueron claramente distinguibles.

Los efectos potenciales, tanto positivos como negativos, de los bancos de bivalvos adultos fueron en líneas generales semejantes para todos los organismos asociados con ellos, incluyendo tanto a los reclutas juveniles del molusco (<1 mm; ver Sección 2.4.2) como a los demás invertebrados.

Si bien los invertebrados asociados fueron invariablemente más abundantes en las áreas colonizadas por mejillones grandes que en las desprovistas de ellos (Tabla 8, Fig. 29 E-G), estas diferencias fueron mucho mayores en los sustratos abiertos a la predación que en los protegidos (malla de 40 mm). Para Oligochaeta y Nematoda, en los sustratos protegidos las áreas colonizadas por mejillones presentaron densidades 6-5 veces superiores que las áreas sin mejillones, respectivamente (promedio para las nueve fechas de extracción analizadas; Fig. 29 E y F; Tabla 8), pero para los desprotegidos la misma relación fue de alrededor de 31 y 22 veces, respectivamente (Tabla 8). Las diferencias en la biomasa siguieron el mismo patrón (Fig. 31 C y D; Tabla 8). Los Hirudinea fueron más abundantes en áreas colonizadas por *L. fortunei*, especialmente en las jaulas protegidas (40 mm; Fig. 29 C y G), pero, debido a la marcada variabilidad, estas densidades no fueron significativamente diferentes de las registradas en áreas no colonizadas por mejillones grandes y en las jaulas sin protección (Tabla 5 y 8).

Este trabajo es el primero en evaluar la facilitación de invertebrados bentónicos por parte de *L. fortunei* a diferentes niveles de presión de predación. Investigaciones previas acerca de los efectos del mejillón dorado sobre los invertebrados bentónicos presentaron resultados tanto negativos (Darrigran, 2002; Mansur et al., 2003; Linares et al., 2017), como positivos (Sylvester et al., 2007b; Karatayev et al., 2010; Sylvester y Sardiña, 2015), pero ninguno investigó los efectos combinados de los mejillones y la exposición a la predación sobre los invertebrados bentónicos acompañantes. Los resultados de la presente investigación sugieren que *L. fortunei* es un facilitador importante, y que su efecto de facilitación aumenta con la exposición a la predación.

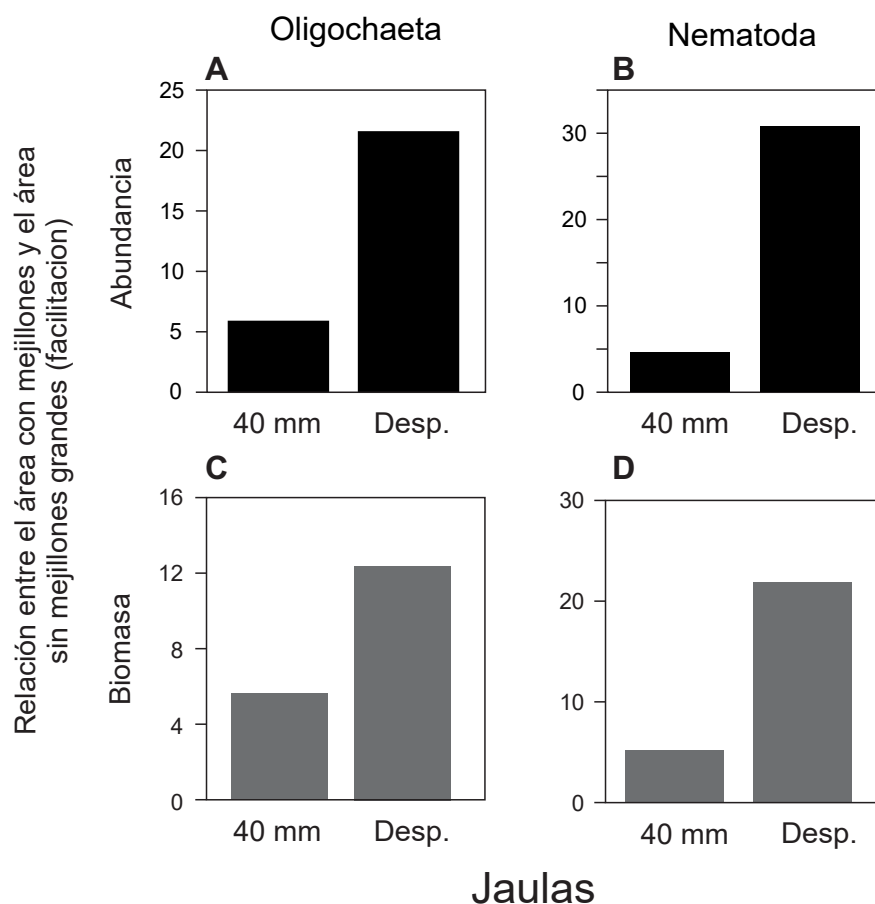


Fig. 31. Proporciones entre la abundancia (A, B) y la biomasa (C, D) de Oligochaeta y Nematoda entre áreas con y sin *L. fortunei* en jaulas protegidas por la malla de 40 mm y en las jaulas desprotegidas (Serie 1, marzo 2012-octubre 2013). En todos los casos se observa que la abundancia y la biomasa fue más alta en áreas colonizadas por mejillones grandes que en áreas sin ellos, pero los incrementos de ambos grupos de invertebrados en los lechos de mejillones (con respecto a los valores fuera de los bancos de mejillones) fueron mucho más altos en las jaulas expuestas a la predación (desprotegidas) que en las protegidas de predadores (malla de 40 mm). De Duchini et al. (2018).

Abundancia (ind. m ⁻²)		Biomasa (mg peso seco. m ⁻²)		F	P
Promedio en el área sin mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área con mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área sin mejillones grandes (>1 mm)	Promedio en el área con mejillones grandes (>1 mm)		

Malla de 40 mm

Oligochaeta	11.435	67.580	120	711	6,560	0,021
Nematoda	10.256	47.605	3	15	8,820	0,009
Hirudinea	14	2.178	3	453	1,790	0,199

Desprotegido

Oligochaeta	708	15.329	7	161	11,200	0,004
Nematoda	364	11.259	0,1	3	2,300	0,149
Hirudinea	8	469	2	97	2,860	0,110

Tabla 8. Análisis estadísticos (modelos lineales generalizados, distribución Poisson/cuasi-Poisson) de las diferencias en la densidad y biomasa de invertebrados más abundantes registrados en las áreas con y sin mejillones grandes (>1 mm) correspondientes a la Serie 1 (marzo 2012-octubre 2013). Los valores indicados son promedios para las nueve fechas de observación donde las áreas con y sin mejillones grandes fueron claramente distinguibles. Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$).

Es necesario destacar que la mayoría de las publicaciones que reportaron efectos negativos se han centrado en un solo taxón, o han extrapolado los efectos putativos de *L. fortunei* a partir de información sobre *Dreissena* spp. En América del Norte y Europa. Entre los efectos similares a los de *L. fortunei* se observan el aumento de la densidad, biomasa y riqueza de invertebrados bentónicos y la disminución de la diversidad (Ward y Ricciardi, 2007; Karatayev et al., 2010). *Dreissena* spp. afecta positivamente a depredadores y raspadores y negativamente a otros bivalvos (Ward y Ricciardi, 2007). Sin embargo, una revisión reciente de la información disponible sobre los efectos de *L. fortunei* sobre los invertebrados bentónicos en cuerpos de agua sudamericanos invadidos indica que las evidencias son mixtas, pero prevalecen los efectos positivos (Sylvester y Sardiña, 2015). La facilitación de la fauna bentónica por bivalvos invasores se asocia típicamente con la provisión de refugio y alimento, este último a partir del enriquecimiento de los sedimentos con las heces y pseudoheces de los bivalvos (Botts et al., 1996; Sardiña et al., 2008; Boltovskoy, 2015a), pero los efectos difieren entre taxones. Los mejillones crean un hábitat para las especies que de otra manera serían infrecuentes en el medio ambiente, proporcionando protección y alimento a los invertebrados que viven entre sus valvas (Burlakova et al., 2012). El efecto de *L. fortunei* sobre las comunidades del bentos no se restringe a los invertebrados que habitan entre sus valvas, sino que se extiende a áreas aledañas a los bancos debido a la dispersión de heces y pseudoheces (Sardiña et al., 2011). Entre los efectos negativos del bivalvo se ha mencionado, la biomagnificación de contaminantes, la merma de oxígeno disuelto y alimento y la competencia por el espacio (Sylvester et al., 2007b; Mansur et al., 2008; Karatayev et al., 2010; Sardiña et al., 2011).

Nuestros resultados sugieren que la facilitación es mayor para las sanguijuelas, prácticamente ausentes en áreas sin mejillones (Fig. 29 C y G, Sylvester et al., 2007b). Además de la protección ofrecida por los mejillones, este patrón puede responder al hecho que las sanguijuelas predadoras elijen los lugares donde sus presas son más abundantes (es decir, dentro de los bancos de mejillones), mientras que las sanguijuelas que se alimentan de detritos se benefician de la

mayor disponibilidad de alimento proporcionado por las heces y pseudoheces del mejillón (Sylvester et al., 2007b).

Al igual que las sanguijuelas, los Nematodos incluyen especies con diferentes hábitos alimenticios y, por lo tanto, la facilitación de este grupo también es probablemente el resultado de una combinación de mecanismos (Sardiña et al., 2008). Los oligoquetos, por el contrario, son exclusivamente consumidores de material orgánico sedimentado y, en consecuencia, es probable que respondan más homogéneamente al aumento del suministro de detritos ricos en materia orgánica (Sardiña et al., 2008). Este beneficio puede afectar principalmente a los oligoquetos epifaunales, mientras que para los animales infaunales el signo probable del efecto es menos claro, debido a los efectos perjudiciales del agotamiento de oxígeno asociado con los altos niveles de materia orgánica dentro de los bancos de mejillones (Karatayev et al., 2010).

Aunque los otros grupos de invertebrados registrados en nuestras muestras (rotíferos, copépodos, quironomidos, tardigrados, gasteropodos, cladoceros y anfipodos) fueron demasiado escasos para permitir comparaciones confiables entre tratamientos (ver Datos Complementarios 2), en las jaulas no protegidas sus abundancias fueron invariablemente más altas (3 a 95 veces) en las áreas colonizadas por mejillones que en las desprovistas de éstos (Tabla 6 y 7 y Datos complementarios 2).

Tal como se observó en el Capítulo 2 (ver Sección 2.4.5), los predadores que potencialmente consumen *L. fortunei* abarcan una amplia gama de tamaños y, en términos de abundancia, eliminan el 60-93% de los mejillones (38% a 97% en términos de biomasa) de las jaulas protegidas por redes de malla de 40 mm y de las jaulas no protegidas, respectivamente (Tabla 1; Fig. 17). No es sorprendente, entonces, que los invertebrados facilitados por *L. fortunei* sigan una tendencia similar: ~46-97% de la abundancia y biomasa de los oligoquetos y 61-98% de los nematodos fueron eliminadas de las jaulas de 40 mm y las desprotegidas en comparación con las protegidas con la malla de 15 mm (Tabla 5, Fig. 30). Estos dos grupos meiofaunales son dominantes en las comunidades asociadas con los lechos de mejillones de agua dulce (Sylvester

et al., 2007b, nuestros resultados), y en condiciones naturales de protección escasa o nula son activamente predados por peces (Weber y Trautspurger, 2014, 2015).

La cuenca del río Paraná alberga una rica fauna de peces, incluyendo varios cientos de especies, 50 de las cuales fueron reportadas como consumidoras del mejillón dorado (Cataldo, 2015b). La predación sobre *L. fortunei*, y por lo tanto de los invertebrados asociados a sus poblaciones, probablemente no esté restringida a los peces. Estos predadores pueden afectar a las poblaciones de los invertebrados asociados con los lechos de mejillones, ya sea seleccionándolos activamente o ingiriéndolos junto con los mejillones, en cuyo caso el lecho de mejillón podría representar un atractivo importante para estos animales. Sin embargo, nuestros datos sugieren que este probable efecto negativo influye menos que los efectos de los mejillones como facilitadores. La facilitación de oligoquetos y nematodos se redujo sustancialmente cuando los predadores fueron excluidos artificialmente de nuestras jaulas (Fig. 31). Los facilitadores (típicamente “ingenieros de ecosistemas”, Jones y Lawton, 1994) pueden mejorar las condiciones de vida de muchos organismos, que de otra manera declinarían o desaparecerían por completo. Nuestros resultados aportan evidencia a favor de la idea de que cuanto más desfavorables son las condiciones, mayor es la diferencia entre las densidades poblacionales con y sin el facilitador (Fig. 32; Bruno y Bertness, 2001).

Tal como se mencionó en el Capítulo 2, los valores de predación observados en nuestro experimento están probablemente subestimados, debido a que nuestra referencia de “predación cero” es la jaula protegida con malla de 15 mm, que muy probablemente también ha sufrido algún nivel de predación, tanto por parte de larvas y/o juveniles de peces, como por predadores invertebrados (por ejemplo, sanguijuelas y larvas de insectos, ver Sección 2.4.5; Sylvester, 2006).

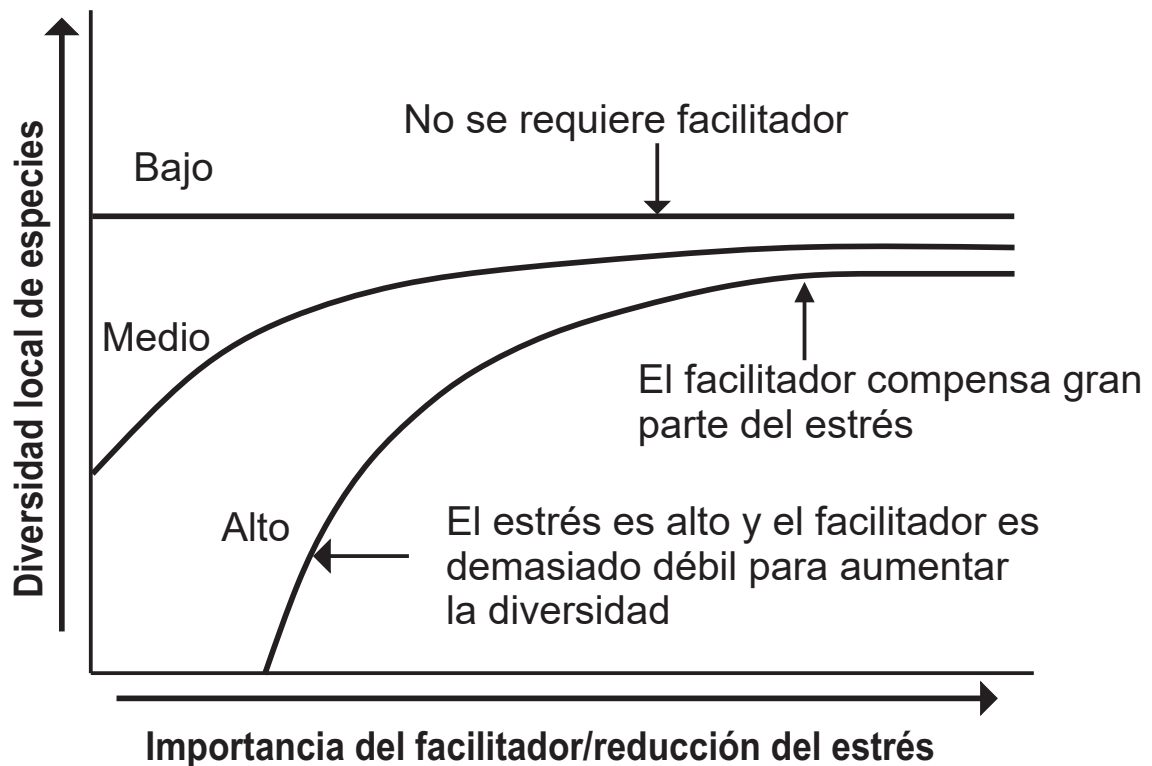


Fig. 32. Modelo conceptual de la relación hipotética entre un facilitador importante y la diversidad de especies en un espacio modificado a tres niveles de estrés ambiental (bajo, medio y alto). A medida que aumenta la importancia del facilitador y se reduce el estrés ambiental local, más especies pueden convivir en el hábitat generado biológicamente. El aumento del estrés ambiental prevé una depresión en el lado izquierdo de la curva de respuesta de diversidad de especies; esta fuente de estrés puede ser un factor físico, fisiológico o la presión de un consumidor. Modificado de Bruno y Bertness (2001).

3.4.2. Cambios decadales en los efectos de *L. fortunei* sobre los invertebrados acompañantes

La comparación entre los efectos de facilitación registrados en este estudio con los del estudio realizado 10 años antes (Sylvester, 2006; Sylvester et al., 2007a, b) está limitada por el hecho que los dos experimentos se iniciaron en diferentes estaciones del año. Además, Sylvester (2006) analizó los cambios temporales en los invertebrados registrados en áreas con y sin poblaciones de mejillones grandes sobre sustratos protegidos por una malla de 5 mm, mientras que en este trabajo las jaulas de 5 mm tuvieron que ser descartadas debido a que fueron prácticamente colapsadas por la acumulación de sedimentos poco después del inicio del experimento (ver Sección 2.4.7). En el estudio de Sylvester (2006) también se observó la acumulación de limo en las jaulas de 5 mm, pero este fenómeno tardó más en ocurrir, lo que permitió usar gran parte de los datos de estos sustratos. A pesar de ello, los datos disponibles permiten extraer algunas conclusiones generales sobre la evolución de los efectos de los mejillones sobre los invertebrados acompañantes en los 10 años que separan los dos estudios.

En primer lugar, ambos experimentos indican claramente que *L. fortunei* facilita fuertemente a los oligoquetos y nematodos: la abundancia de estos grupos es consistentemente mayor en áreas con mejillones que en los sitios sin ellos (Fig. 29 E y F; Fig. 33; Sylvester, 2006). En segundo lugar, la facilitación parece afectar a prácticamente todos los invertebrados registrados en los dos estudios (Fig. 33; Datos Complementarios 2; Sylvester, 2006). En tercer lugar, los Hirudinea parecen ser el grupo más íntimamente ligado con los mejillones, ya que aparece exclusivamente (Fig. 33; Sylvester, 2006), o casi exclusivamente (Fig. 29 C y G) en asociación con los bancos de *L. fortunei* grandes. Cuarto, los dos estudios coinciden en que la facilitación es mayor en condiciones "naturales" (es decir, jaulas no protegidas), y disminuye cuando la protección contra los predadores aumenta (jaulas con malla de 40 mm en el presente estudio y 5 mm en Sylvester, 2006). Aun cuando las diferencias en los períodos experimentales y los tratamientos involucrados limitan el alcance de estas comparaciones, estos resultados parecen confirmar la hipótesis que la

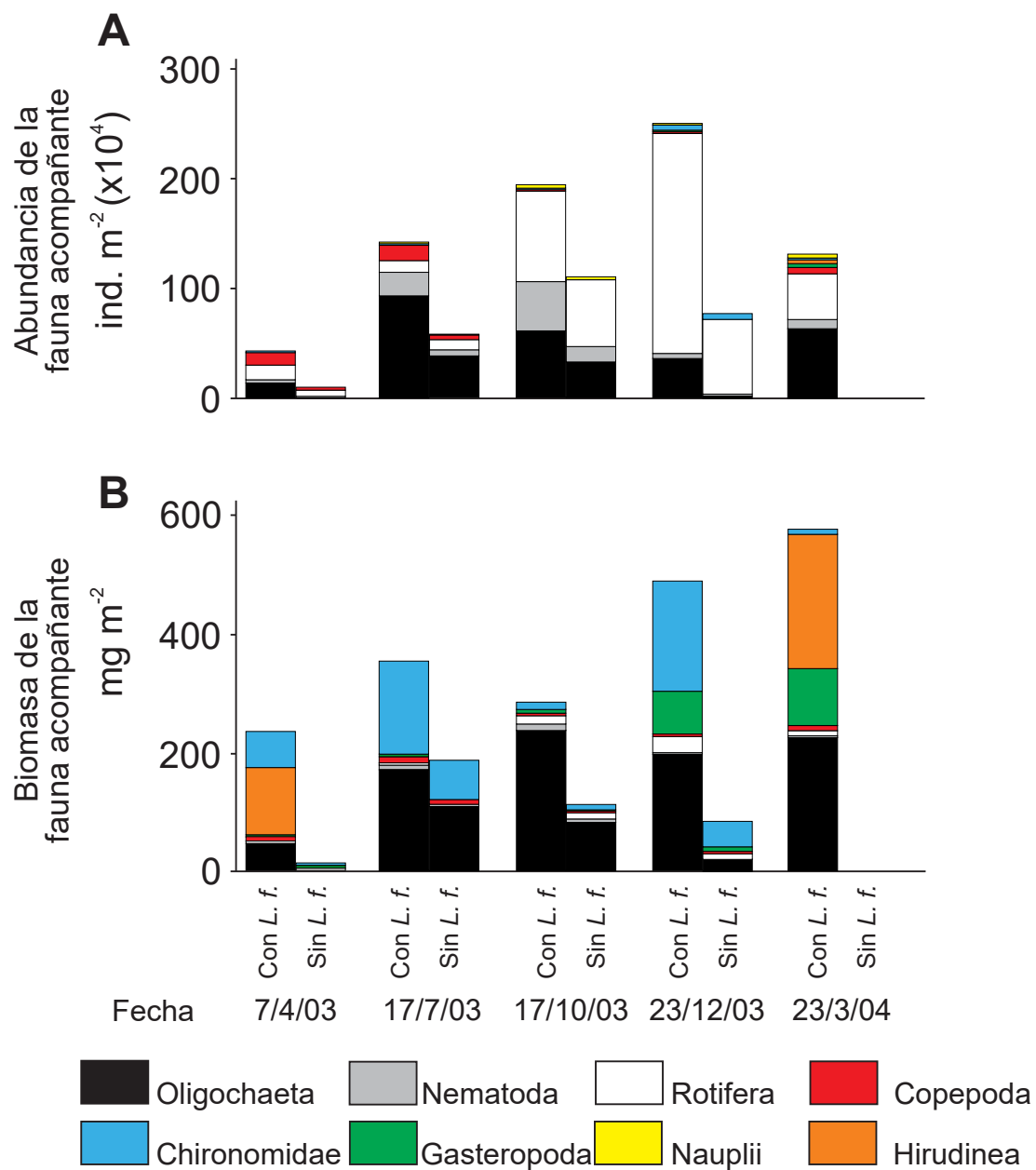


Fig. 33. Abundancia (A) y biomasa (B) de los grupos de invertebrados en áreas con y sin *L. fortunei* en sustratos cubiertos por redes de 5 mm en el período 2002-2004. La última fecha de muestreo carecía de áreas sin *L. fortunei*. Modificado de Sylvester (2006).

facilitación es más alta en condiciones de estrés ambiental mayor (Bruno y Bertness, 2001; Bruno et al., 2003).

4. Desprendimiento voluntario, movimiento y re-fijación de *Limnoperna fortunei*

Los resultados de este capítulo fueron publicados en *Biofouling* (ver 10. Trabajos publicados):
Duchini, D., D. Boltovskoy, y F. Sylvester, 2015. Detachment, displacement and reattachment activity in a freshwater byssate mussel (*Limnoperna fortunei*): the effects of light, temperature and substratum orientation. *Biofouling* 31: 599–611.

4.1. Introducción

Los bivalvos sésiles (bisados) pueden desprenderse, desplazarse y reasentarse en otros lugares como producto de perturbaciones tales como el impacto de las olas y la predación (Dayton, 1971; Paine y Levin, 1981; Uryu et al., 1996; Toomey et al., 2002). Para *L. fortunei* y otras especies, el desprendimiento voluntario (en vez de forzado) también se ha observado en estudios experimentales, presumiblemente como una respuesta a condiciones estresantes (Mori, 1948; Mackie et al., 1989; Cawein, 1993; Eckroat et al., 1993; Iwasaki, 2015); pero los mecanismos que rigen el desprendimiento voluntario y translocación de mejillones incrustantes, incluida la distancia recorrida y la frecuencia de estos desplazamientos, son poco conocidos (Eckroat et al., 1993). La mayoría de los datos disponibles se basan en la observación de organismos aislados que fueron separados artificialmente del substrato (Uryu et al., 1996; Toomey et al., 2002), proporcionando una visión limitada de la capacidad de los mejillones de liberarse voluntariamente y translocarse a un sitio diferente. La cuantificación de este comportamiento es importante para una mejor comprensión de los patrones de colonización de los mejillones y, particularmente, para estudios aplicados de estrategias de mitigación del desarrollo de sus incrustaciones en instalaciones que usan agua cruda de ambientes colonizados para refrigeración u otros fines (Mackie y Claudi, 2010; Rajagopal et al., 2012).

4.2. Objetivos e hipótesis

El objetivo del presente capítulo es evaluar el desprendimiento voluntario, desplazamiento y re-fijación de *L. fortunei* en función de distintos factores, con miras a aportar información sobre su comportamiento y para el desarrollo de estrategias de mitigación de sus incrustaciones en el ámbito de las actividades humanas.

Las hipótesis del trabajo abordado son que la iluminación, la temperatura, la orientación del sustrato y la talla de los animales condicionan su actividad de desprendimiento voluntario, translocación y re-asentamiento en un sitio diferente.

Se utilizaron sustratos artificiales colonizados por mejillones y se los expuso a distintas condiciones ambientales con el fin de examinar la capacidad de *L. fortunei* para desprenderse del sustrato, desplazarse y volver a fijarse en otro lugar en función de 4 factores: (1) iluminación, (2) temperatura, (3) orientación del sustrato, y (4) tamaño del mejillón. Los objetivos principales son: (1) detectar el desprendimiento voluntario y re-fijación del mejillón, y (2) estudiar qué condiciones favorecen este comportamiento.

La elección de factores condicionantes se basó sobre el conocimiento disponible sobre el mejillón dorado y especies similares.

Si bien se reportó que *L. fortunei* y otros bivalvos de modo de vida similar parecen mostrar una preferencia por asentarse en zonas sombreadas (Uryu et al., 1996; Korgina, 1982; Toomey et al., 2002), nunca se ha evaluado el comportamiento de desprendimiento voluntario y posterior re-fijación. La elección de la temperatura como otro de los factores investigados responde a la importancia de esta variable para los seres vivos en general, y en particular a que el mejillón dorado habita cuerpos de agua con temperaturas que oscilan entre 0 y >30°C. La importancia de la orientación del sustrato fue observada en trabajos previos (Morton, 1977; Uryu et al., 1996), que sugirieron que las larvas de *L. fortunei* prefieren el asentamiento en la cara de orientada hacia abajo,

probablemente porque esta ubicación tiene menos probabilidades de ser cubierta con sedimentos. El tamaño del mejillón es una de las variables que influyen significativamente en su movimiento, donde los ejemplares pequeños se mueven más que los grandes (Uryu et al., 1996). Por ende, en los experimentos llevados a cabo se analizaron las tallas de los bivalvos móviles e inmóviles con el doble propósito de evaluar el efecto de la talla sobre el movimiento y de verificar la ausencia de diferencias de talla significativas entre experiencias que pudieran sesgar los resultados.

4.3. Métodos

4.3.1. Obtención de los mejillones y metodología general de laboratorio

Para todos los experimentos, los mejillones fueron recolectados a lo largo de las costas del estuario superior del Río de la Plata ($34^{\circ}32,9'$ S, $58^{\circ}25,6'$ O), e inmediatamente transportados al laboratorio. Allí, los animales fueron aislados cortando su biso y manteniendo especial cuidado de no dañar la glándula del biso y los órganos internos.

Con el fin de poder identificar a los individuos a lo largo de las experiencias, los mejillones fueron marcados en ambas valvas con pintura no tóxica resistente al agua de distintos colores y se midió su talla (ver Sección 4.3.5). Los individuos aislados se distribuyeron sobre paneles de PVC de 15 x 10 cm ubicados horizontalmente para que se aclimataran y se fijaran a los mismos durante siete días. Cuando las temperaturas de colecta y experimental difirieron, la aclimatación térmica se hizo a un ritmo de 1°C por día (ver Sección 4.3.3).

Al cabo de una semana, los paneles fueron colocados verticalmente (excepto en aquellos experimentos que tenían por objetivo analizar el efecto de la movilidad de los mejillones con respecto a la orientación del sustrato, ver Sección 4.3.4), en tanques aireados de 3,5 L de agua y no fueron alimentados durante los experimentos.

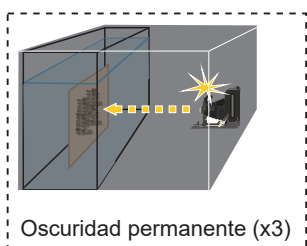
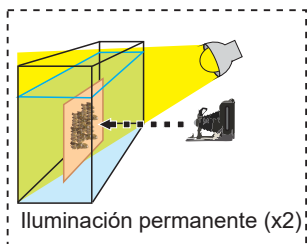
A pesar de que los valores iniciales del número de mejillones en las réplicas fueron iguales (70 mejillones en cada placa), antes de comenzar los experimentos, se revisaron los paneles y los mejillones muertos o débilmente anclados fueron eliminados. Además, durante el transcurso de los experimentos algunos mejillones se desprendieron de las placas y cayeron al fondo; estos animales fueron excluidos de todos los resultados y no se computan en los totales indicados en la Tabla 9 (ver comentarios sobre los efectos de la densidad en Sección 4.3.8). En consecuencia, el número total de mejillones que permaneció en cada placa durante toda la duración del experimento (y cuyo comportamiento fue estudiado en función de las diferentes condiciones utilizadas) fue diferente (Tabla 9). Esta circunstancia planteó la posibilidad de que los movimientos observados (o su ausencia) podrían responder no solo a las diferentes condiciones testeadas, sino también a la densidad, pero este sesgo potencial fue descartado por análisis ulteriores (ver Sección 4.3.8).

La capacidad de *L. fortunei* de separarse voluntariamente del sustrato, desplazarse y re-fijarse en otro sitio se estudió en función de varios estímulos externos (variables explicativas): iluminación, temperatura y orientación del sustrato (Fig. 34), tomando en cuenta, además, la densidad y la talla de los mejillones. La actividad de translocación se evaluó utilizando tres variables de respuesta complementarias: 1) la proporción de animales que se movió en lapsos de tiempo pre-definidos; 2) la distancia recorrida por los mejillones móviles; y 3) la dirección del movimiento (sólo en experimentos con sustratos orientados verticalmente; ver Sección 4.3.4).

Se tomaron fotografías a intervalos regulares de las placas colonizadas (ver más abajo) con una cámara Canon Power Shot G9 automatizada por software (Canon Inc., Tokio, Japón). Los desplazamientos de los mejillones se evaluaron con ayuda del programa Tracker (Open Source Physics Project, <http://www.opensourcephysics.org/>), que permite estimar las distancias mínimas (euclidianas) cubiertas por un objeto en movimiento entre dos disparos sucesivos (las distancias reales pueden haber sido mayores debido a que las trayectorias de desplazamiento no necesariamente eran lineales). En

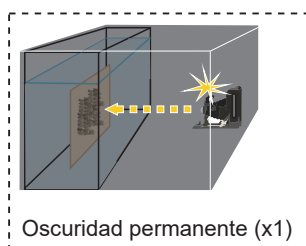
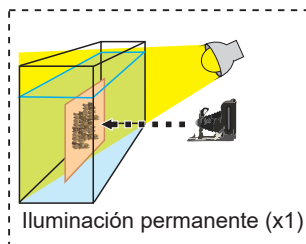
ILUMINACIÓN

Luz- oscuridad 24/48



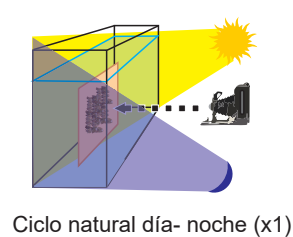
Fotos cada 24/48 h
Duración: 8 días
23°C

Luz- Oscuridad 1



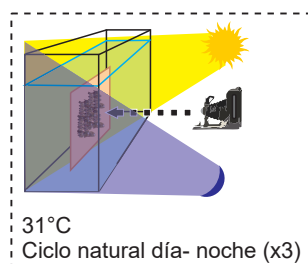
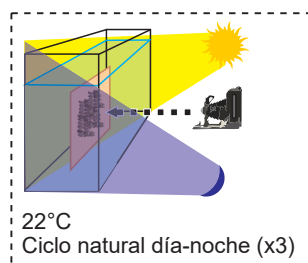
Fotos cada 1 h
Duración: 5 días
22°C

Ciclo día- noche



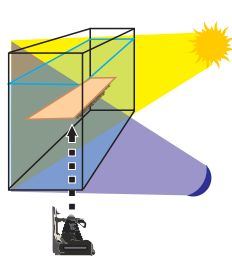
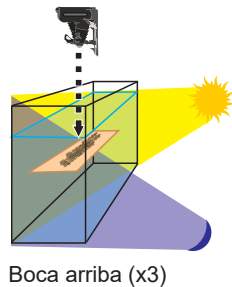
Fotos cada 1 h
Duración: 5 días
21-24°C

TEMPERATURA



Fotos cada 24/48 h
Duración: 7 días

ORIENTACIÓN DEL SUSTRATO



Fotos cada 24/48 h
Duración: 8 días
20-23°C

Fig. 34. Esquema general de los experimentos realizados para analizar el desprendimiento voluntario de los mejillones y su fijación en un nuevo sitio. Los tratamientos encerrados en líneas de puntos indican los experimentos realizados en cámara de temperatura controlada. Modificado de Duchini et al. (2015).

Tratamiento	Duración del experimento (d)	Réplicas	Cantidad de mejillones por réplica (N)	Promedio de N por tratamiento	Transformación de los datos (RMA y GLM)	RMA F	RMA P	GLM p	Tamaño del efecto
Efectos de la luz, temperatura y orientación									
Luz perm. vs. oscuridad perm., % animales móviles	8	2-3	46, 20 - 51, 52, 54	33-52	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	15,239	0,030	0,038	0,894
Luz perm. vs. oscuridad perm., dist. desplazamiento*	8	2-3	46, 20 - 51, 52, 54	33-52	Ln (x+1)	25,348	0,015	0,087	0,836
Temperatura, 22 vs. 31°C, % animales móviles	7	3	26, 13, 29 - 55, 53, 43	23-50	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	1,493	0,289	0,307	0,272
Temperatura, 22 vs. 31°C, dist. desplazamiento	7	3	26, 13, 29 - 55, 53, 43	23-50	No transf.	7,427	0,053	0,953	0,650
Arriba vs. Abajo, % animales móviles	8	3	30, 34, 37 - 51, 32, 47	34-43	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	1,535	0,283	0,304	0,277
Arriba vs. Abajo, dist. desplazamiento	8	3	30, 34, 37 - 51, 32, 47	34-43	No transf.	3,445	0,137	0,144	0,463
Luz perm. vs. oscuridad perm., % animales móviles	3	2-3	64, 44 - 55, 59, 63	54-59	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	42,515	0,007	0,013	0,934
Luz perm. vs. oscuridad perm., dist. desplazamiento*	3	2-3	64, 44 - 55, 59, 64	54-59	Ln (x+1)	2,575	0,207	0,257	0,462
Temperatura, 22 vs. 31 °C, % animales móviles	3	3	47, 34, 43 - 57, 58, 46	41-54	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	3,668	0,128	0,204	0,478
Temperatura, 22 vs. 31 °C, dist. desplazamiento	3	3	47, 34, 43 - 57, 58, 46	41-54	No transf.	0,064	0,813	0,813	0,015
Arriba vs. Abajo, % animales móviles	3	3	40, 50, 60 - 60, 49, 57	50-55	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	0,078	0,794	0,794	0,019
Arriba vs. Abajo, dist. desplazamiento	3	3	40, 50, 60 - 60, 49, 57	50-55	No transf.	0,245	0,647	0,567	0,058
Diferencias entre días consecutivos, % animales móviles									
Luz perm. (registros cada 24/48 h)	8	2	46, 20	33	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	3,633	0,308	0,005	0,797
Oscuridad perm. (registros cada 24/48 h)	8	3	51, 52, 54	52	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	0,609	0,557	0,499	0,233
Temperatura, 22 °C	7	3	26, 13, 29	23	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	1,707	0,297	0,238	0,460
Temperatura, 31 °C	7	3	55, 53, 43	50	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	1,913	0,295	0,202	0,489
Arriba	8	3	30, 34, 37	34	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	2,231	0,237	0,131	0,527
Abajo	8	3	51, 32, 47	43	Arcoseno ($\sqrt{x}$)	2,926	0,197	0,000	0,594
Diferencias entre días consecutivos, distancia de desplazamiento									
Luz perm. (registros cada 24/48 h)	8	2	46, 20	33	Ln (x+1)	1,256	0,464	0,389	0,557
Oscuridad perm. (registros cada 24/48 h)	8	3	51, 52, 54	52	Ln (x+1)	2,050	0,269	0,156	0,506
Temperatura, 22 °C	7	3	26, 13, 29	23	No transf.	0,387	0,670	0,159	0,162
Temperatura, 31 °C	7	3	55, 53, 43	50	No transf.	1,389	0,352	0,834	0,410
Arriba	8	3	30, 34, 37	34	No transf.	1,896	0,269	0,182	0,487
Abajo	8	3	51, 32, 47	43	No transf.	0,509	0,560	0,642	0,203

Tabla 9. Valores estadísticos de ANOVA de medidas repetidas (RMA) y modelos lineales generalizados (GLM) para los efectos de los factores analizados en las proporciones de mejillones móviles y las distancias de desplazamiento. Las celdas grisadas indican valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$). * Las distancias de desplazamiento están basadas únicamente en mejillones móviles.

Réplicas	Cantidad de mejillones por réplica (N)	N promedio por tratamiento
2 (luz); 3 (osc.)	46, 20 (luz); 51, 52, 54 (osc.)	33 (luz); 52 (osc.)
2 (luz); 3 (osc.)	46, 20 (luz); 51, 52, 54 (osc.)	33 (luz); 52 (osc.)
3 (22°C); 3 (31°C)	26, 13, 19 (22°C); 55, 53, 43 (31°C)	23 (22°C); 50 (31°C)
3 (22°C); 3 (31°C)	26, 13, 19 (22°C); 55, 53, 43 (31°C)	23 (22°C); 50 (31°C)
3 (arr.); 3 (abajo)	30, 34, 37 (arr.); 51, 32, 47 (abajo)	34 (arr.); 43 (abajo)
3 (arr.); 3 (abajo)	30, 34, 37 (arr.); 51, 32, 47 (abajo)	34 (arr.); 43 (abajo)

Tabla 9 continuación. Cantidad de mejillones en cada réplica y promedio de mejillones en cada tratamiento realizado.

muchos casos entre foto y foto hubo pequeñas diferencias en la posición de los mejillones debido a que los animales giraron o pivotaron alrededor de su biso en lugar de separarse del sustrato y fijarse nuevamente en un otro lugar. Por lo tanto, se utilizó una distancia mínima de 16 mm como valor umbral para todos los movimientos de translocación; por debajo de este valor se consideró que el animal no se había desprendido, desplazado y re-fijado. Dado que los mejillones adultos no se fijan al sustrato formando estratos de varias capas superpuestas, es decir, los individuos adultos se adhieren al sustrato, y no exclusivamente a congéneres vecinos (Correa et al., 2015), las translocaciones y re-fijaciones en sitios diferentes fueron efectivamente el resultado del desprendimiento voluntario individual, y no de desplazamientos debidos al movimiento de individuos que sirvieran de sustrato a otros (Commito et al., 2014).

4.3.2. Efectos de la iluminación

Los bivalvos utilizados se colectaron a una temperatura del agua de 17°C y se aclimataron hasta la temperatura experimental a razón de 1°C por día hasta la temperatura experimental de 23°C. El movimiento fue analizado sobre la base de fotografías tomadas cada 24 h durante los primeros cuatro días, y cada 48 h entre el quinto y el octavo días. La influencia de la luz sobre los movimientos de los mejillones fue evaluada utilizando dos condiciones de luz: iluminación permanente (~500 lx) y oscuridad permanente (Fig. 34 A y B). Para estos experimentos se utilizaron dos réplicas con 27 y 47 mejillones (luz permanente; la tercer réplica fue descartada debido a que experimentó una mortalidad muy elevada), y tres réplicas de entre 52 y 66 mejillones (oscuridad permanente; en todos los casos el número de animales experimentales se refiere a los que permanecieron en la placa desde el principio hasta el final del experimento; Tabla 9).

Con el fin de explorar si el movimiento de los mejillones estaba asociado con ritmos circadianos o era sólo una respuesta a las condiciones experimentales, se realizaron ensayos adicionales en iluminación permanente, oscuridad

permanente y bajo exposición a un ciclo normal de día-noche, pero mediante fotografías tomadas con intervalos de una hora (Fig. 34 C-E). Estos datos se analizaron en función de las horas de salida y puesta del sol. No se realizaron réplicas para estos experimentos, por lo tanto los resultados no se evaluaron estadísticamente y deben ser considerados como preliminares. Estos animales se colectaron a una temperatura del agua de 22-23 °C y los experimentos se efectuaron a 22°C. Antes de su inicio, los organismos fueron aclimatados durante siete días en tanques colocados frente a una ventana orientada hacia el noreste. En los tratamientos de oscuridad permanente, el acuario y la cámara fotográfica fueron cubiertos por una caja ciega, bloqueando así las fuentes de luz externas (con la excepción del destello periódico del flash de la cámara). En el experimento con luz permanente, los recipientes fueron constantemente iluminados por una lámpara (~500 lx en la superficie del panel de PVC). El experimento del ciclo día-noche se llevó a cabo en un tanque de vidrio colocado en las proximidades de una ventana orientada al noreste (sin exposición directa a la luz solar, con el fin de evitar cambios excesivos en la temperatura del agua, que varió entre 21 y 24°C). Estos animales fueron expuestos a un ciclo natural de luz día-noche (14-10 h; ~0 a 4000 lx, dependiendo de la hora del día; Fig. 34 E). En estos experimentos (Fig. 34 C-E) el desprendimiento de los mejillones y sus movimientos se evaluaron sobre la base de fotografías tomadas cada hora durante cinco días. Una pequeña proporción (7%) de los animales que estaban fuera de foco o no permitían su identificación en las fotografías fueron excluidos de los análisis.

4.3.3. Efectos de la temperatura

El efecto de la temperatura se evaluó en experimentos de siete días a 22 y 31°C (temperatura del agua típica en primavera/otoño y verano, respectivamente, en muchos cuerpos de agua sudamericanos invadidos por *L. fortunei* (Fig. 34 F y G). Los mejillones fueron recolectados a una temperatura del agua de 15-17 °C, y aclimatados a un ritmo de 1°C por día hasta alcanzar las temperaturas experimentales. Se utilizaron tres réplicas con cada temperatura, con 24 a 63 animales por réplica. Todos los tanques se

mantuvieron en una cámara de temperatura controlada con puertas de vidrio y expuestas al ciclo normal de luz día-noche de un laboratorio con grandes ventanales (entre 0 y 120 lx, dependiendo de la hora del día). Las fotografías fueron tomadas cada 24 h durante los primeros tres días, y cada 48 h desde el cuarto hasta el séptimo día.

4.3.4. Efectos de la orientación del sustrato

Los efectos de la orientación del sustrato se estudiaron usando los mismos paneles de PVC descritos anteriormente, pero dispuestos en los tanques con la superficie colonizada hacia arriba o hacia abajo (Fig. 34 H e I). Los mejillones de estos experimentos se recogieron a una temperatura de 15-17°C y fueron aclimatados a la temperatura experimental (20-23°C). Tanto la aclimatación como la experimentación se llevaron a cabo bajo luz natural con un ciclo día-noche (~0 a 100 lx). Los paneles estaban ubicados en el tanque separados de las paredes y del fondo. Se utilizaron tres réplicas para cada orientación con 33-54 mejillones por réplica. Se tomaron fotografías cada 24 h durante los primeros cuatro días, y cada 48 h a partir de entonces hasta el día 8. Los mejillones que se desplazaron hacia la cara opuesta del panel fueron descartados.

4.3.5. Efectos de la talla del mejillón

Al momento del corte de los bisos, separación y marcado de los mejillones se midió la talla (largo de la valva) de los mismos en todas las réplicas de todos los tratamientos, con el objetivo de evaluar el efecto de la talla en el desprendimiento y posterior movilización a través del sustrato. La talla de los mejillones experimentales osciló entre 6,2 y 24,2 mm (Tabla 10; más del 90% entre 8 y 19 mm; las tallas no difirieron significativamente entre las réplicas de un mismo experimento, ni entre experimentos; ANOVA $p > 0,05$).

	Trat. Luz- Oscuridad, luz permanente (*)	Trat. Luz- Oscuridad, oscuridad permanente (*)	Trat. Luz- Oscuridad, luz permanente (*)	Trat. Luz- Oscuridad, oscuridad permanente (*)	Ciclo Día- Noche	Temp., 22 °C	Temp., 31 °C	Orientación sustrato, hacia arriba	Orientación sustrato, hacia abajo
Duración del experimento (h [d])	192 [8.0]	192 [8.0]	119 [5.0]	117 [4.9]	113 [4.7]	168 [7.0]	168 [7.0]	192 [8.0]	192 [8.0]
Intervalo entre observaciones (h)	24/48	24/48	1	1	1	24/48	24/48	24/48	24/48
Porcentaje de mejillones móviles (todas las réplicas) [N]	16,7 [11]	40,1 [63]	15,7 [11]	41,4 [29]	45,5 [30]	52,9 [36]	27,2 [41]	21,8 [22]	23,1 [30]
Distancia recorrida por todos los mejillones móviles al final de los experimentos (mm por mejillón por día, todas las réplicas)	6,65	13,11	16,47	22,67	23,68	5,7	12,19	7,44	7,34
Porcentaje de mejillones que se movieron durante las horas del día [N]	---	---	5,7 [4]	21,43 [15]	7,6 [5]	---	---	---	---
Porcentaje de mejillones que se movieron durante las horas de la noche [N]	---	---	11,4 [8]	27,14 [19]	44,0 [29]	---	---	---	---
Porcentaje de mejillones que se movieron solo durante las horas del día [N]	---	---	4,3 [3]	11,43 [8]	1,5 [1]	---	---	---	---
Porcentaje de mejillones que se movieron solo durante las horas de la noche [N]	---	---	10 [7]	17,14 [12]	37,9 [25]	---	---	---	---
Porcentaje de mejillones que se movieron durante las horas del día y de la noche [N]	---	---	1,4 [1]	10 [7]	6,1 [4]	---	---	---	---
Distancia media de desplazamiento durante horas del día (mm; sin los inmóviles)	---	---	29,9	49,19	30	---	---	---	---
Distancia media de desplazamiento durante horas de la noche (mm; sin los inmóviles)	---	---	39,8	49,26	39	---	---	---	---
Talla media en mm de mejillones móviles (todas las réplicas)	15	12,2	13,3	12,4	12,8	12,5	12,3	13,1	12,6
Talla media en mm de mejillones inmóviles (todas las réplicas)	14,1	14,3	13,7	15,2	13,6	14	13,4	14,4	13,1
Valor p para prueba de t (2 colas) entre tallas de mejillones móviles e inmóviles	0,569	<0.000	0,783	0,001	0,169	0,042	0,02	0,12	0,1
Movimientos totales registrados (datos agrupados para todas las réplicas)	14	130	26	65	77	49	63	34	49
% movimientos hacia arriba	62,5	66,93	56	50,77	66,23	36,73	64,91	---	---
% movimientos hacia abajo	37,5	33,07	40	49,23	33,77	63,27	35,09	---	---

Tabla 10. Resultados generales de la movilidad de los mejillones expuestos a distintos tratamientos experimentales. Los tratamientos asteriscados corresponden a ensayos distintos cuyas especificaciones están indicadas en la tabla. Un primer ensayo se realizó con réplicas y tomado fotos cada 24/48 hs, mientras que el otro ensayo no contó con réplicas y las fotos fueron tomadas cada 1 hs.

4.3.6. Dirección del movimiento

En aquellos tratamientos en los cuales las placas estaban en posición vertical (iluminación y temperatura) se registró el movimiento de los mejillones (en dirección a la superficie o en dirección al fondo de la pecera). En este caso no se registró la distancia recorrida, sino solamente la dirección del movimiento. En los sustratos ubicados horizontalmente esta evaluación no se realizó.

4.3.7. Diferencias en el comportamiento entre días consecutivos

Para evaluar las tendencias temporales en el desprendimiento y la re-fijación, en todos los tratamientos se analizaron la frecuencia de los movimientos y la distancia recorrida en función del tiempo transcurrido desde el inicio de cada experiencia.

4.3.8. Patrones de densidad en el tiempo

Con el objetivo de evaluar los efectos potenciales de la densidad de bivalvos en las placas (que disminuyó con el tiempo) sobre los resultados de los distintos tratamientos, se compararon los resultados de las observaciones de los 7-8 días (la extensión total de los experimentos) con los obtenidos para los primeros tres días de cada experimento, período en el cual el número de mejillones en todas las réplicas de todos los tratamientos era similar (Tabla 9).

4.3.9. Análisis estadísticos

La interpretación de los resultados de los experimentos con registros a intervalos de 24/48 h se realizó con la ayuda de pruebas de ANOVA de medidas repetidas (AMR; programa SPSS). Cuando fue necesario, los datos fueron transformados mediante la función arcoseno $\sqrt{x}$ (para datos porcentuales) o $\ln(x + 1)$ (datos de distancias absolutas de desplazamiento) para cumplir con los supuestos de la prueba (Tabla 9).

Estimaciones basadas en el tamaño del efecto (*effect size*) de los tratamientos (muy bajo, con la excepción del tratamiento de iluminación permanente frente al de oscuridad permanente, ver Tabla 9), indicaron que para alcanzar una potencia razonablemente alta ($\geq 0,8$), los análisis hubieran requerido más de 122 réplicas, lo que claramente no es practicable. Por lo tanto, para validar los resultados de las pruebas AMR, especialmente en los casos en que la significación era marginal, las diferencias entre los tratamientos también se evaluaron utilizando un enfoque alternativo, a saber, modelos lineales generalizados (GLM, programa InfoStat, <http://www.infostat.com.ar>).

Los GLM operan bajo el supuesto que, para cualquier conjunto de datos, hay varios modelos válidos que pueden explicar las relaciones subyacentes, uno de los cuales satisface mejor el Criterio de Información de Akaike (AIC). Valores de AIC más bajos indican un mejor ajuste del modelo a los datos y una menor complejidad del modelo (McCullagh y Nelder, 1983). En consecuencia, para cada uno de los análisis expuestos en la Tabla 9 se ensayaron aproximadamente siete modelos, y se eligió el que arrojó el AIC más bajo. Los GLM tienen algunas ventajas sobre los AMR, especialmente cuando se trabaja con proporciones o con datos con varianzas desiguales, y se adaptan mejor a las distribuciones no gaussianas y desequilibradas (McCullagh y Nelder, 1983). En casi todos los casos, los resultados de estos nuevos análisis confirmaron los obtenidos con el AMR (Tabla 9).

Como se mencionara más arriba, en los experimentos con registros cada hora (Fig. 34 C-E) no hubo réplicas (cada uno de éstos implicó evaluar alrededor de 8.000 translocaciones), por lo tanto, no se reportan los límites de confianza para estos ensayos. Sin embargo, sus resultados coincidieron con los experimentos que sí tenían réplicas y, además, sus resultados sugirieron relaciones de causa-efecto adicionales (ver Resultados y discusión), por lo que se consideró de interés incluir estos datos preliminares en los resultados del estudio.

Los análisis de las tallas de *L. fortunei* y la dirección del movimiento se hicieron mediante comparaciones pareadas entre las medias de los tratamientos con la prueba *t* de Student. Los análisis de los cambios en la frecuencia de los movimientos en función del tiempo de cada experiencia se realizaron con contrastes LSD (Fisher). En todos los casos se usó un nivel de significancia de 0,05.

4.4. Resultados y discusión

4.4.1. Efectos de los tratamientos en el desprendimiento, movimiento y re-fijación de *Limnoperna fortunei* - observaciones generales

De los 879 animales evaluados, 273 (31%) se trasladaron por lo menos una vez en el transcurso de los ocho días que duraron los experimentos realizados. Las proporciones de mejillones móviles variaron ampliamente, de ~16 a 53% (Tabla 10). Las distancias medias de desplazamiento cubiertas por los bivalvos fueron de ~5-30 mm por día, pero algunos animales se movieron >200 mm en un día (Tabla 10). Para el propósito de los estudios anti-incrustantes, el desprendimiento en sí es más importante que la distancia recorrida porque los animales que se desprenden voluntariamente pueden ser arrastrados por la corriente y recorrer distancias mayores antes de volver a re-fijarse que aquéllos que solo se desplazan por medios propios (como en las experiencias realizadas, en ausencia de corrientes).

4.4.1.1. Efectos de la iluminación

En oscuridad permanente (Fig. 34 B), la proporción de animales que se movió (40,1%) fue significativamente mayor que en condiciones de iluminación permanentemente (16,7%) (Fig. 35 y 36, Tabla 9 y 10). La distancia total cubierta por los mejillones en movimiento también fue mayor en la oscuridad (media: 13,1 mm mejillón⁻¹ día⁻¹), que bajo iluminación (media: 6,1 mm mejillón⁻¹ día⁻¹) (Fig. 36). Esta diferencia fue significativa (AMR, $p=0,015$), pero el modelo GLM sugirió que las diferencias en iluminación tuvieron una influencia

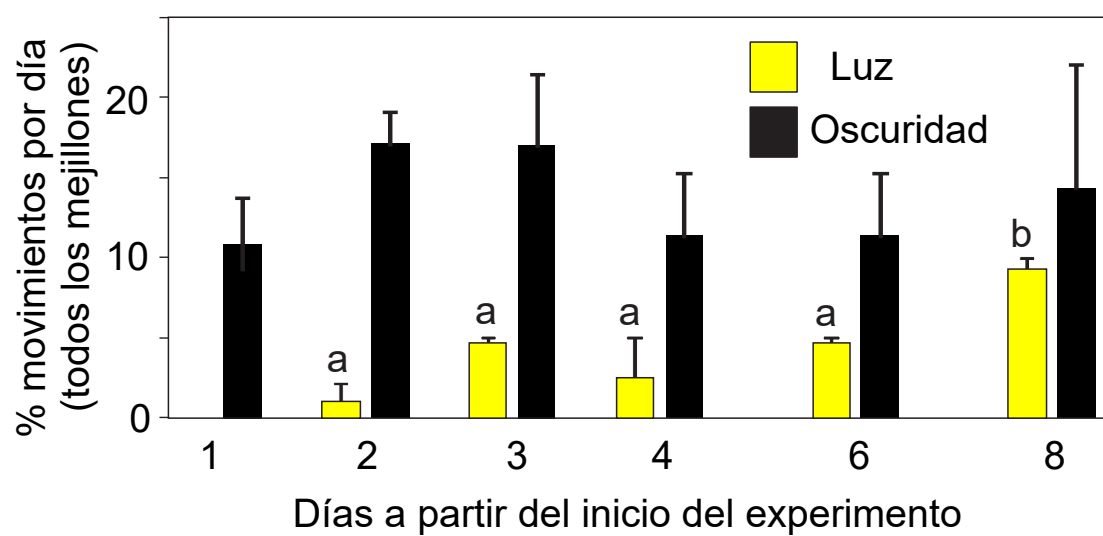


Fig. 35. Proporción (promedio $\pm$ ES) de mejillones que se movieron y reubicaron en cada una de las 6 observaciones sucesivas en condiciones de iluminación y oscuridad permanente. Las letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0,05$) (GLM y contrastes de LSD de Fisher). Modificado de Duchini et al. (2015).

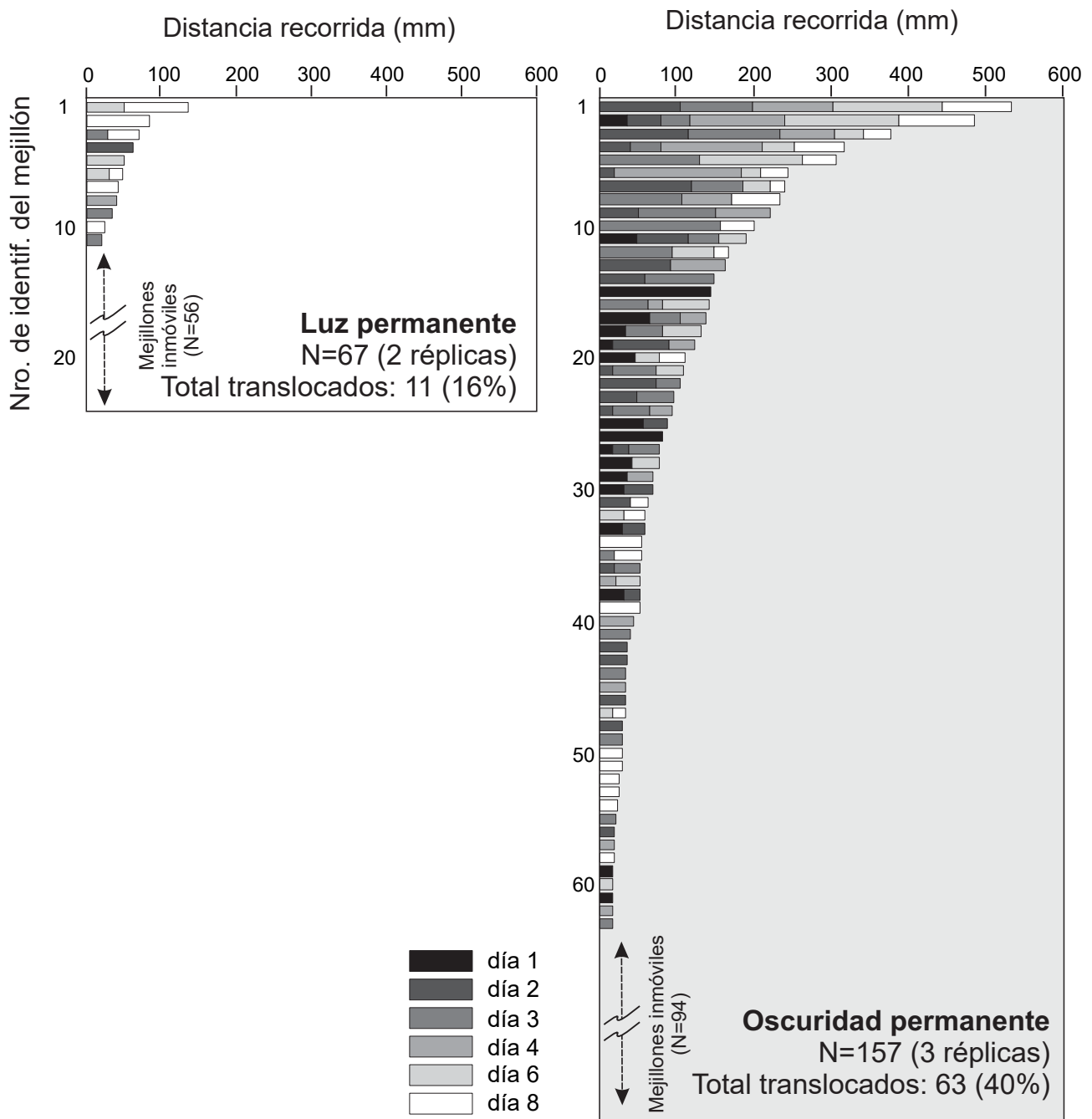


Fig. 36. Distancias recorridas por todos los mejillones móviles en todas las réplicas bajo condiciones de oscuridad permanente (derecha) y luz permanente (izquierda), a lo largo de 8 días (observaciones cada 24/48 h). Cada barra representa un animal. Los días sucesivos se indican con diferentes tonos de gris. Modificado de Duchini et al. (2015).

muy baja o nula en las distancias recorridas ($P=0,087$). Ni el AMR ni el GLM mostraron diferencias significativas en los primeros tres días de estos experimentos (Tabla 9).

El resultado de la prueba complementaria que registró la posición de los animales a intervalos de 1 h (Fig. 34 C y D) confirmó los resultados anteriores, mostrando que, al cabo de cinco días, en la oscuridad se desprendió y volvió a fijar en otro sitio el 41,4% de los mejillones (Fig. 37, panel derecho), pero con iluminación solamente lo hizo el 15,7% (Fig. 37, panel izquierdo; Tabla 10). Las distancias totales cubiertas al final del experimento también fueron sustancialmente mayores en oscuridad (promedio: $28,6 \text{ mm mejillón}^{-1} \text{ día}^{-1}$) que con iluminación ($18,3 \text{ mm mejillón}^{-1} \text{ día}^{-1}$).

El efecto de la luz sobre el comportamiento de los mejillones sugerido por estos resultados fue confirmado por los experimentos realizados con un ciclo normal día-noche (Fig. 34 E). La proporción de mejillones experimentales que se movió durante la noche (44%) fue mucho más alta que durante el día (7,6%) (Fig. 38). Las distancias recorridas también fueron mayores de noche ($39 \text{ mm mejillón}^{-1} \text{ día}^{-1}$) que durante el día ($30 \text{ mm mejillón}^{-1} \text{ día}^{-1}$). Los datos obtenidos a intervalos de 1 hora para iluminación permanente y oscuridad permanente (Fig. 34 C y D) se analizaron en función de la ciclicidad día-noche (horarios de salida y puesta del sol). Los resultados de este análisis, que se ilustran en la Fig. 37 y la Tabla 10, muestran que esta ciclicidad natural no parece tener efecto alguno sobre la movilidad de los mejillones, sugiriendo que las diferencias observadas en los experimentos en oscuridad y con iluminación permanente no responden a ciclos circadianos, y solamente se deben a la presencia/ausencia de luz durante los ensayos (Fig. 34 E y 38).

Estos resultados obtenidos bajo diferentes condiciones de iluminación indican que la luz tiene un fuerte efecto inhibitorio sobre el desprendimiento y la translocación de los mejillones. En los ensayos en oscuridad permanente la proporción de mejillones translocados fue ~2,5 veces más alta que en los tanques iluminados. Las distancias recorridas fueron aproximadamente el doble en los tanques en oscuridad, pero la significancia estadística de esta diferencia

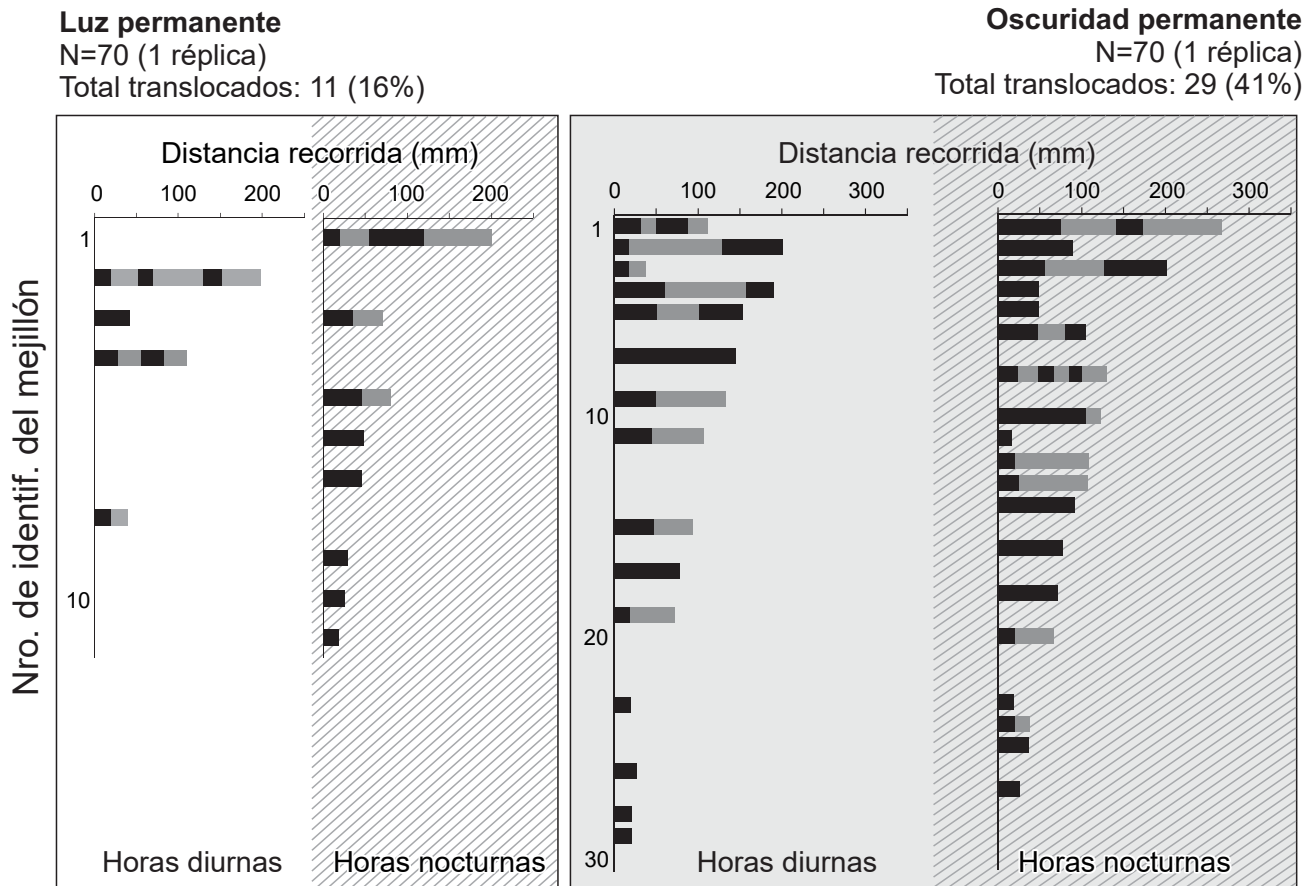


Fig. 37. Distancias cubiertas por todos los mejillones móviles en oscuridad permanente (derecha) y en luz permanente (izquierda) a lo largo de 5 días (observaciones cada 1 h). En ambos casos se indican por separado los desplazamientos que ocurrieron durante el día (desde la salida hasta la puesta del sol) y durante la noche (desde la puesta hasta la salida del sol). Cada barra representa un animal. Diferentes tonos de gris denotan desplazamientos sucesivos (no necesariamente en días consecutivos). Los períodos de inmovilidad no están incluidos. Modificado de Duchini et al. (2015).

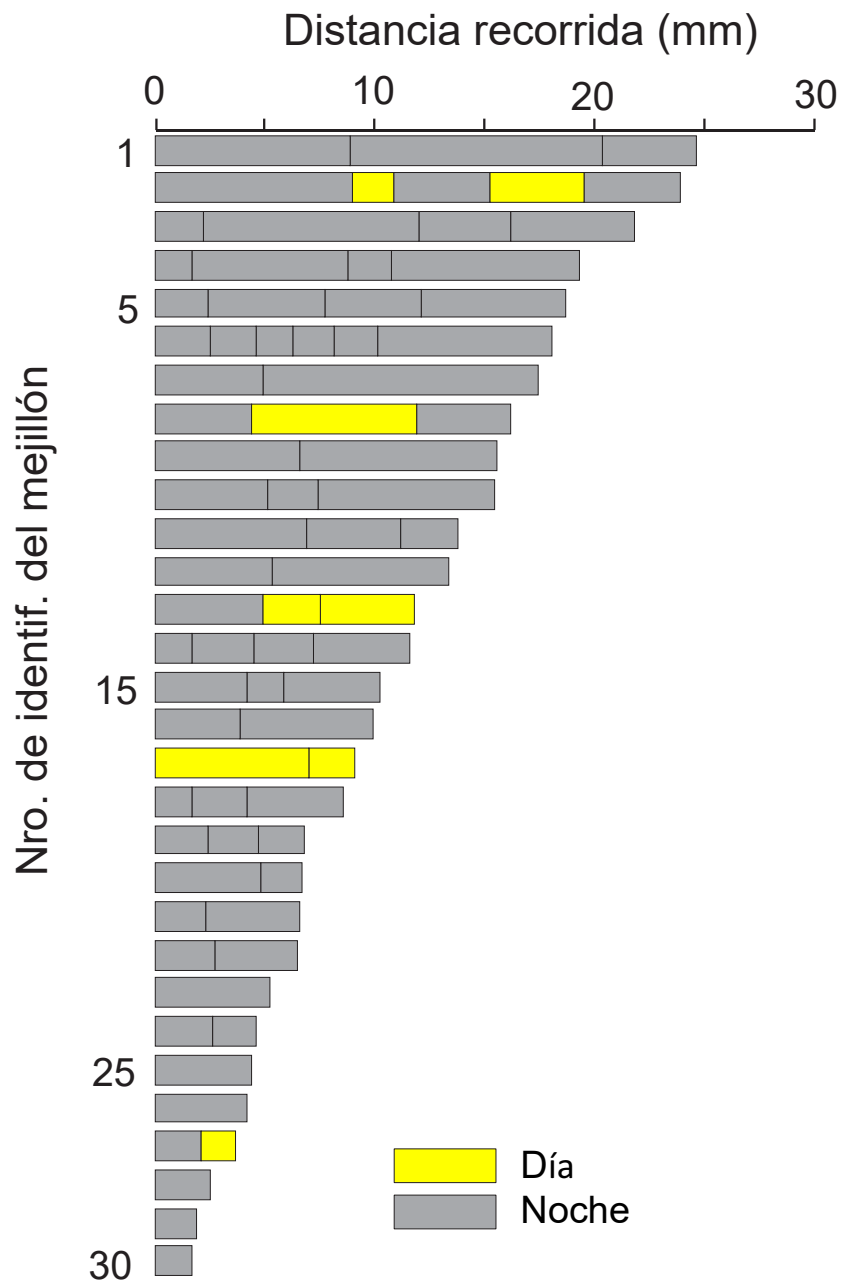


Fig. 38. Translocaciones de todos los mejillones móviles en el experimento de 5 días expuestos a un ciclo natural día-noche. Cada barra representa un animal. Las barras superpuestas indican desplazamientos discretos registrados con intervalos de 1 h (no necesariamente consecutivos). Los períodos de inmovilidad no están incluidos.

Modificado de Duchini et al. (2015).

es incierta (Fig. 35 y 36, Tabla 10). El experimento adicional en condiciones de iluminación y oscuridad permanente con registros cada 1 hora (Fig. 34 C y D), mostró que los mejillones se mueven mucho más activamente en la oscuridad (Fig. 37). Además, cuando fueron expuestos a un ciclo natural día-noche, casi seis veces más mejillones se movieron por la noche que durante el día (Fig. 38, Tabla 10). El hecho que estas diferencias son debidas a la luz, y no el resultado de ritmos circadianos, es de particular importancia porque los componentes de las plantas industriales más sensibles al anclaje del mejillón están en áreas permanentemente oscuras.

La sensibilidad de *L. fortunei* a la luz ha sido notada anteriormente (Uryu et al., 1996; Iwasaki, 2015; Morton, 2015), pero los efectos de la luz sobre el desprendimiento voluntario, la translocación, y la re-fijación no se habían investigado. Si bien en el mejillón dorado no se han descrito órganos fotosensores, Morton (2015) sugirió que las papilas sensoriales con microvellosidades situadas en el tabique de los sifones, ausentes en otros mitílidos, pueden ser fotorreceptores simples que podrían jugar un papel en la respuesta a estímulos lumínicos. En observaciones personales en laboratorio, notamos que en 38 individuos bajo condiciones de luz directa intensa sobre los cuales se proyecta una sombra (por ejemplo, pasando una mano entre la fuente de luz y las poblaciones), 8 cerraron sus valvas, 16 retrajeron sus sifones y 14 no reaccionaron. Es decir, hasta un 40% de los individuos retraen parcialmente sus sifones y cierran ligeramente las valvas. Ello sugiere que, efectivamente, los animales cuentan con órganos fotosensibles.

Una mayor actividad de desprendimiento y movilidad en la oscuridad es muy probablemente una estrategia defensiva, ya que mientras no están anclados sino deambulando en busca de un sitio más apropiado, los animales son más vulnerables a la predación que cuando están anclados por su biso. Esta vulnerabilidad, es mayor en las aguas claras, típicas de los ambientes marinos donde evolucionaron y actualmente habitan la gran mayoría de los mitílidos, entre los cuales *L. fortunei*, que es dulceacuícola, constituye una rara excepción. En los cuerpos de agua dulce habitados por *L. fortunei* la transparencia suele ser mucho menor (en la cuenca del Río de la Plata, las

profundidades típicas del disco Secchi son de 10-15 cm), lo que sugiere que este comportamiento, heredado de sus ancestros marinos, es menos eficaz en su hábitat actual. Sin embargo, el mejillón dorado también habita en cuerpos de agua lénticos donde la transparencia es considerablemente mayor, con profundidades del disco de Secchi de alrededor de 2-6 m, como en el embalse Río Tercero, Argentina (Boltovskoy et al., 2009) y el lago Biwa, Japón (Terrel et al., 2012), donde la ventaja adaptativa de no moverse durante el día es probablemente significativa. También se ha sugerido que la menor movilidad puede estar relacionada con la disminución en las tasas metabólicas, que a su vez reducen las emisiones de metabolitos que revelan su presencia a los depredadores (Czarnecki et al., 2010, 2011); sin embargo, las relaciones entre este mecanismo y la iluminación no son claras.

En otros mejillones, las evidencias de cambios comportamentales en respuesta a la luz no son concluyentes. Por ejemplo, Korgina (1982) observó que *D. polymorpha* se mueve mayores distancias y más rápido por la noche que durante el día, pero otros estudios no encontraron asociación entre la luz y el movimiento (Toomey et al., 2002), o la producción del biso (Grutters et al., 2012). Kobak y Rynska (2014) concluyeron que, ante la presencia de conespecíficos triturados (que implicaría una señal de alarma), *D. polymorpha* se desplaza mayores distancias cuando está en condiciones de luz que en oscuridad. Toomey et al. (2002), en experimentos realizados en *D. polymorpha* en condiciones de luz y oscuridad observaron desplazamientos significativamente mayores en presencia de luz, aunque los mejillones se movieron la misma distancia en ambas situaciones. Sin embargo, el movimiento siempre fue opuesto a la dirección de la luz. Korgina (1982) señaló que estos mejillones se movían preferentemente por la noche y más rápidamente que en el día, sugiriendo que la luz es un estímulo negativo para el movimiento. La mayoría de los estudios sobre *D. polymorpha* y *L. fortunei* concuerdan en que los mejillones se alejan de las fuentes de luz (Korgina, 1982; Iwasaki, 1997; Toomey et al., 2002; Kobak y Nowacki, 2007; Iwasaki, 2015).

Una observación interesante es que, en la translocación, los efectos inhibidores de la luz parecen disminuir con el tiempo cuando las condiciones de iluminación son estables. Por ejemplo, en el experimento de iluminación permanente con registros cada 24/48 h (Fig. 34 A), la proporción de mejillones móviles aumentó constantemente desde el día 1 hasta el día 8 (aunque una proporción significativamente mayor de animales en movimiento se observó solamente el día 8 con respecto a la semana anterior, GLM; Tabla 9 y Fig. 35). Este comportamiento sugiere que en la luz los animales evitan moverse, pero si las condiciones adecuadas (es decir, la oscuridad) no ocurren en un lapso “razonable”, la necesidad de moverse excede el riesgo de desprenderse y trasladarse en plena luz. Sin embargo, en líneas generales, se observó una tendencia opuesta en los experimentos con registros a intervalos de una hora (Fig. 34 C), donde las proporciones de mejillones móviles disminuyeron desde los primeros días hasta el día 5 (Fig. 37). Algunos experimentos previos han mostrado que la movilidad tiende a disminuir (en lugar de aumentar) durante la duración de la experiencia (Côté y Jelnikar, 1999), pero en este caso se basaron en animales desprendidos manualmente antes de que volvieran a anclarse, en lugar de individuos anclados por su biso y desprendidos voluntariamente.

4.4.1.2. Efectos de la temperatura

A diferencia de la luz, la temperatura no influyó en la movilidad de los mejillones en el rango de tallas estudiado (Fig. 39). A lo largo del experimento de siete días (Fig. 34 F y G), las proporciones de mejillones que se movieron a 22°C (52,9%) no difirieron significativamente de aquéllas que lo hicieron a 31°C (27,1%) (Fig. 39, Tabla 9 y 10). Las distancias totales cubiertas por los animales en movimiento fueron mayores a 31°C (12,2 mm mejillón⁻¹ día⁻¹) que a 22 °C (5,7 mm mejillón⁻¹ día⁻¹), pero esta diferencia tampoco fue significativa (Fig. 39; Tabla 9).

La proporción de mejillones móviles fue mayor a 22°C que a 31°C, pero las distancias recorridas fueron más bajas (Fig. 39), y ninguna de las dos variables

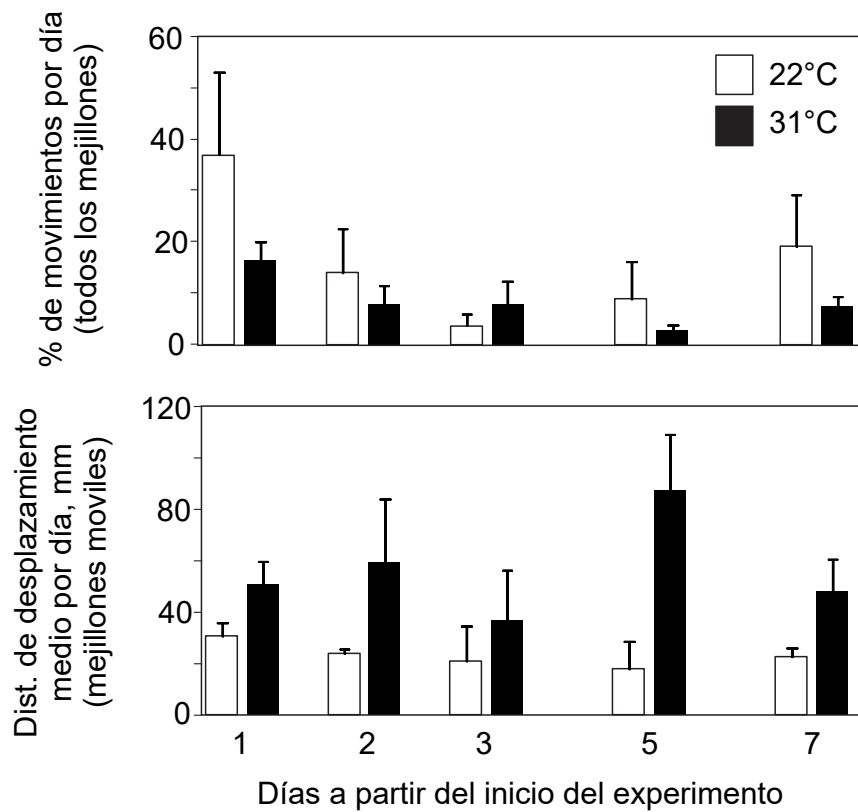


Fig. 39. Proporción diaria de mejillones translocados (A) y distancia media diaria recorrida por los mejillones móviles (B) a 22 y a 31 °C (promedio $\pm$ ES). Modificado de Duchini et al. (2015).

mostró un efecto significativo a las dos temperaturas ensayadas. Comportamientos similares se observaron en el mejillón cebra, *D. polymorpha*, indicando que si bien los mejillones se mueven más a temperaturas más elevadas, este aumento no es significativo (Toomey et al., 2002).

En este sentido, nuestros resultados son preliminares, porque el tamaño del efecto de la temperatura en la movilidad del mejillón es muy bajo dado que el número bajo de réplicas genera un valor probabilístico marginal (especialmente para la distancia de desplazamiento, ver Tabla 9). Además, si bien las pruebas se realizaron a 22 y 31°C, las temperaturas mínimas del agua en las que *L. fortunei* puede sobrevivir son de alrededor de 0°C (Karatayev et al., 2015; Xia et al., 2021), por lo que un ensayo experimental con un rango de temperaturas más amplio podría dar diferencias mayores.

4.4.1.3. Efectos de la orientación del sustrato

La proporción de mejillones móviles en la parte superior e inferior de las placas (Fig. 34 H e I) fueron muy similares (21,8 y 23,1%, respectivamente), al igual que las distancias recorridas (7,4 y 7,3 mm mejillón⁻¹ día⁻¹, respectivamente), sin que se observara diferencia significativa entre ellas (Fig. 40, Tabla 9 y 10).

La orientación del sustrato no parece afectar los movimientos del mejillón (Fig. 40). Ni la proporción de animales en movimiento, ni las distancias recorridas fueron diferentes entre las dos superficies. Tanto en el AMR como en el GLM los valores de P no fueron significativos (Tabla 9), y, nuevamente, el *effect size* de la orientación del sustrato fue muy bajo (Tabla 9), sugiriendo que es necesario un mayor número de réplicas para validar este resultado. Si bien los mejillones asentados en la cara del sustrato orientada hacia arriba podrían moverse más activamente porque la sedimentación allí es más alta, el riesgo de caer (potencialmente en el lodo) es mayor en la cara orientada hacia abajo.

Si bien algunos estudios observaron que la colonización por parte de las larvas planctónicas ocurre preferentemente en la superficie inferior de los sustratos,

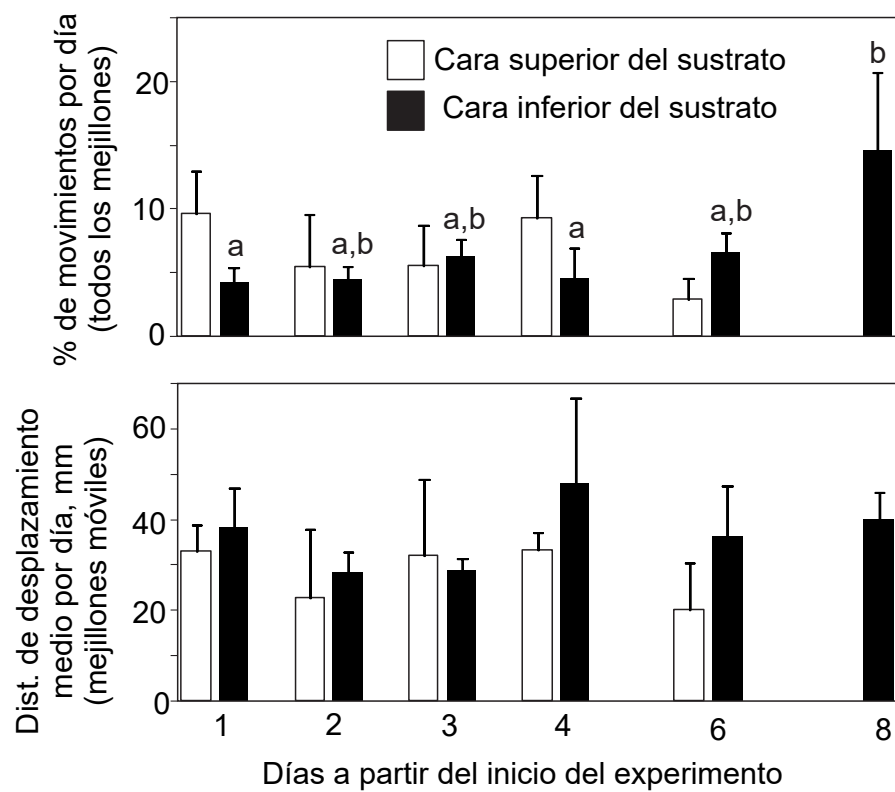


Fig. 40. Proporción diaria de mejillones translocados (A) y distancia media diaria recorrida por los mejillones móviles (B) en la cara superior y la cara inferior de las placas experimentales (media $\pm$ ES). Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$) (GLM y contrastes de LSD de Fisher). Modificado de Duchini et al. (2015).

presumiblemente porque estos sitios ayudan a prevenir la predación, la desecación y el desalojo (Morton, 1977), otros, basados sobre *D. polymorpha*, arrojaron resultados contradictorios (Walz, 1973; Marsden y Lansky, 2000; Lewandowski, 2001).

4.4.1.4. Efectos de la talla del mejillón

Cuatro (de nueve) pares de comparaciones mostraron que los mejillones móviles son significativamente más pequeños que los inmóviles. También en los restantes cinco casos los animales móviles fueron en promedio más pequeños que los que nunca se movieron, aunque en éstos cinco casos las diferencias de tamaño no fueron estadísticamente significativas (Fig. 41, Tabla 10).

Aunque los experimentos no fueron diseñados con el fin de investigar el efecto de la talla del mejillón sobre la movilidad (>90% de los animales utilizados midieron entre 8-19 mm), los mejillones móviles fueron casi invariablemente (y a menudo significativamente) más pequeños que los no móviles (Fig. 41, Tabla 10). En sólo una (de nueve) comparaciones los animales móviles fueron ligeramente más grandes (media: 15 mm) que los animales que nunca se movieron (14,1 mm), pero esta diferencia no fue estadísticamente significativa ($P=0,57$, Tabla 10).

A diferencia de *D. polymorpha*, los mejillones dorados adultos no se asientan formando estratos de varias capas, ya que la mayoría tienden a estar al menos parcialmente adheridos al sustrato (y no solamente a otras valvas). Por otro lado, al asentarse en los bancos de mejillones, los reclutas y los juveniles de hasta 3-4 mm de largo suelen, en un comienzo, fijarse a las valvas de adultos mayores exclusivamente, lo que indica que eventualmente se separan y migran a mayor profundidad, hacia el sustrato (Correa et al., 2015). La mayor movilidad en individuos más pequeños es un fenómeno común en los mejillones (Korgina, 1982; Uryu et al., 1996; Côté y Jelnikar, 1999; Burks et al., 2002; Kobak y Rynska, 2014), lo que probablemente refleje cambios en la

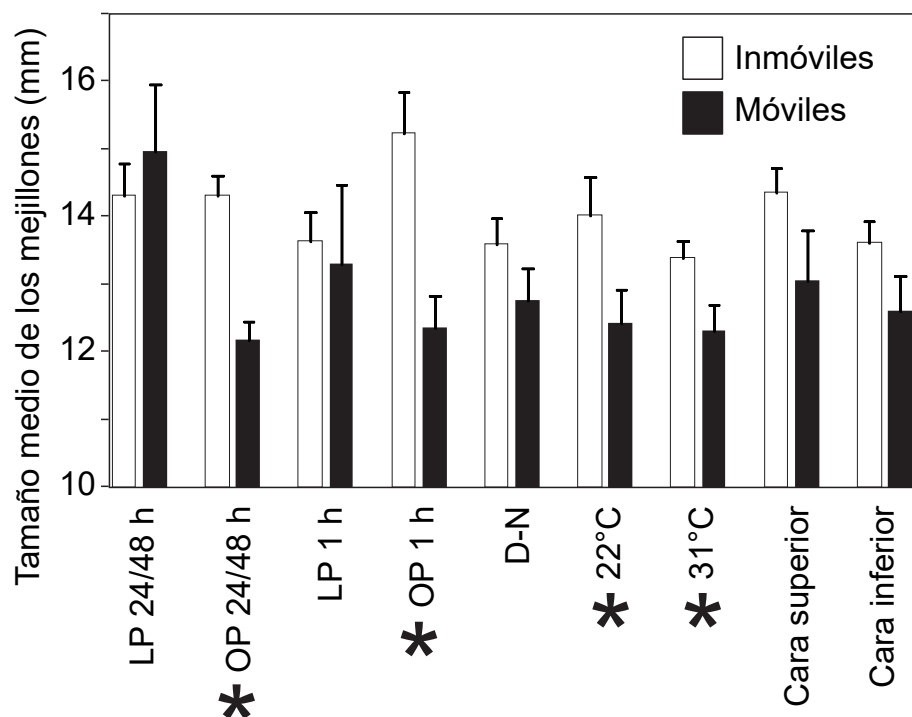


Fig. 41. Longitud media ($\pm$ ES) de todos los mejillones inmóviles y móviles en cada experimento. LP 24/48 h y OP 24/48 h: luz permanente y oscuridad permanente con registros cada 24/48 h. LP 1h y OP 1h: luz permanente y oscuridad permanente con registros cada 1 h. D-N: ciclo día-noche. 22 °C y 31 °C: experimentos a 22 °C y 31 °C. Cara superior y cara inferior. En todos los casos las réplicas están agrupadas. Los asteriscos indican diferencias significativas ($P < 0,05$, test de t). Nótese que la escala de eje Y no comienza en cero. Modificado de Duchini et al. (2015).

calidad del sitio de asentamiento original a medida que los animales crecen (Cawein, 1993). Según Uryu et al. (1996), los mejillones de talla pequeña (~12 mm) tienden a moverse más que los mejillones de talla grande (>29 mm) y el movimiento ocurre principalmente las primeras 5 h a partir del inicio de los experimentos.

4.4.1.5. Dirección del movimiento

En seis (de siete) experimentos, los movimientos de los mejillones involucraron una posición final más alta en la placa que la inicial (Tabla 10). En sólo un experimento (a 22°C) hubo más translocaciones hacia abajo que hacia arriba. Ninguna de estas diferencias fue estadísticamente significativa cuando se contrastaron de a pares (es decir, dentro del mismo análisis experimental). Sin embargo, en el análisis global (incluyendo todos los experimentos), los movimientos ascendentes difirieron significativamente de los descendentes (test de t, $P = 0,018$) (Tabla 10).

Tal como se mencionó en la Sección 4.4.1.3, las larvas y juveniles del mejillón dorado se asientan preferentemente en los ángulos formados entre las placas de los sustratos artificiales. En las tuberías de agua cruda, se asientan preferentemente en la parte superior y en zonas sombreadas (ver Capítulo 2; Morton, 1975, 1977; Uryu et al., 1996; Iwasaki, 1997; Sardiña et al., 2009; Akehoshi, 2011; Uchida, 2011). En presencia de luz, el mejillón dorado pareciera tener geotaxis positiva, pero en oscuridad esta condición se revierte, incluso abandonando las grietas y ascendiendo por el sustrato para anclarse en la vecindad de la superficie del agua (Uryu et al., 1996). Este comportamiento puede responder a algunas ventajas; por ejemplo, evitar algunos factores adversos como aguas salobres profundas en estuarios, condiciones del fondo donde la sedimentación y la concentración de contaminantes es más alta, aguas hipóxicas (Iwasaki, 1997) y, probablemente, algunos predadores bentónicos, como cangrejos (Torres et al., 2012; Carvalho et al., 2013). Sin embargo, también puede tener implicancias negativas, debido a que los mejillones que se adhieren cerca de la superficie del agua son vulnerables a la

deseccación de la exposición aérea por variaciones del nivel. Lo mismo ocurre con el anclaje en la parte superior de los túneles (o en la cara inferior del sustrato). En el campo, las mayores tasas de colonización ocurren en grietas y en la superficie inferior de las rocas, y otros sitios menos accesibles, lo que presumiblemente disminuye la predación, desecación y el desprendimiento.

4.4.1.6. Diferencias en el comportamiento entre días consecutivos

Según los análisis de AMR, en todas las pruebas los mejillones se comportaron de manera similar a lo largo del período experimental. Por otro lado, el GLM sugirió algunas diferencias para los experimentos iluminación permanente y sustrato orientado hacia abajo (Tabla 9). Los contrastes pareados (Fisher) indicaron que en el experimento con los animales fijados en la cara inferior del sustrato la proporción de individuos móviles fue significativamente mayor en el día 8 que en los días 1 y 4 (Fig. 40). También bajo condiciones de iluminación permanente, la proporción de mejillones móviles fue significativamente mayor en el día 8 que durante los 7 días anteriores (Fig. 35). Esto podría indicar que al prolongarse la condición desfavorable, los mejillones comienzan a moverse más activamente.

4.4.1.7. Patrones de densidad en el tiempo

Mientras que al final de los experimentos (7-8 días) la disminución promedio en las cantidades de animales iniciales sometidos a los diferentes tratamientos fue de 38%, en el día 3 esta diferencia fue sólo del 14% (Tabla 9). Con una sola excepción, los resultados obtenidos tanto en el AMR como en el GLM de los distintos tratamientos mostraron que estas mermas en las densidades de mejillones no derivaron en diferencias en los resultados de los primeros 3 días con respecto a los resultados finales (7-8 días). Ello indica que, aunque en algunos experimentos se hayan desprendido más mejillones que en otros, el comportamiento de los animales no varió a medida que las placas iban perdiendo mejillones y, por lo tanto, las respuestas comportamentales no eran denso-dependientes. La única excepción estuvo dada por las distancias de

desplazamiento en condiciones de iluminación y de oscuridad, que no fueron significativamente distintas a los 3 días (AMR y GML), pero sí al cabo de 8 días (AMR, Tabla 9).

El mejillón dorado vive en aglomerados compactos y densos, que, al igual que en otras especies gregarias, probablemente confieren a los animales protección frente a los predadores, las corrientes y la acción de las olas (Bertness y Grosholz, 1985; Okamura, 1986; Walters y Wethey, 1996; Côté y Jelnikar, 1999; Sardiña et al., 2008). Por otro lado, la forma de vida gregaria puede conducir al canibalismo de las larvas (MacIsaac et al., 1991) y a una mayor presión competitiva por el alimento y el espacio (Chase y Bailey, 1996), de manera que los individuos ubicados más abajo pueden verse afectados por las bajas concentraciones de oxígeno y las altas concentraciones de sustancias de desecho, en particular productos nitrogenados (Burks et al., 2002). Ello podría explicar que los mejillones que originariamente se fijaron en una ubicación poco ventajosa, o cuyas condiciones se deterioraron con el tiempo, se desprendan y re-ubiquen en sitios más favorables.

4.5. Conclusiones

El hecho que los mejillones bisados, después de haber sido desprendidos del sustrato deliberadamente reptan y vuelven a anclarse ha sido descrito para varias especies marinas y de agua dulce (Senawong, 1970; Iwasaki, 1997; Toomey et al., 2002; Kobak y Nowacki, 2007; Iwasaki, 2015). La capacidad de los individuos fijados de desprenderse voluntariamente, desplazarse y volver a fijarse en un nuevo sitio también se mencionó ocasionalmente (Mackie et al., 1989; Cawein, 1993; Eckroat et al., 1993), pero hasta ahora no se había investigado de manera sistemática ni se habían analizado las condiciones que generan este comportamiento.

El movimiento de los mejillones es un comportamiento que puede tener varias ventajas adaptativas. Como sucede en muchos animales gregarios, este modo de vida implica beneficios para la reproducción y la protección de predadores,

pero también competencia entre por alimento y otros recursos. Burks et al, (2002) demostraron que la calidad del agua en la base de un denso banco de mejillón cebra está severamente degradada, y los mejillones más pequeños se mueven rápidamente de la base hacia la superficie, probablemente para evitar ese entorno perjudicial. Los movimientos pueden estar motivados por la competencia por espacio, la comida y posiblemente el oxígeno, aunque el desprendimiento y la migración de mejillones individuales puede favorecer su predación. Las áreas sombreadas (debajo de salientes de roca, grietas, hoquedades) y la fototaxis negativa serían factores ventajosos debido a que ofrecen protección contra la predación. La relación entre tamaño y el movimiento puede ser el resultado de una pérdida progresiva de la capacidad para el movimiento, o una consecuencia del mayor esfuerzo necesario para mover un cuerpo más grande o desprender un bisco más firme. Comprender los factores que regulan el movimiento del mejillón dorado asentado es útil para el desarrollo de estrategias orientadas a reducir sus incrustaciones en los sistemas de conducción de agua cruda de instalaciones industriales.

En las plantas industriales, los tratamientos anti-incrustantes frecuentemente están orientados a eliminar a las larvas de los mejillones, mucho más sensibles a las sustancias tóxicas que los individuos adultos y que, por ende, requieren dosis de molusquicida más bajas (Claudi y Oliveira, 2015). Sin embargo, estas estrategias proactivas están basadas en la premisa que la única fuente de dispersión de las bioincrustaciones son las larvas planctónicas de los mejillones. Los resultados de este trabajo sugieren que, en el caso de *L. fortunei*, el problema de la colonización y la dispersión de moluscos dentro de las instalaciones industriales también puede deberse a adultos que se separan voluntariamente y se vuelven a fijar dentro de los componentes de la planta.

4.5.1. Limitaciones del experimento

Si bien los datos obtenidos en este estudio confirman la capacidad del mejillón dorado de separarse voluntariamente, moverse y volver a fijarse en otro lugar, la extrapolación de estos resultados a las condiciones en el campo debe ser

tomada con precaución. En todas las pruebas, los mejillones habían sido recientemente (una semana antes) trasplantados a los sustratos experimentales. En consecuencia, los filamentos del bisco que secretaron podrían haber sido diferentes a aquéllos que tenían antes de ser retirados de su ubicación original (Eckroat et al., 1993), y su actividad en términos de búsqueda de un sitio más adecuado podría haber sido mayor que en la naturaleza. Otra diferencia potencialmente importante entre el diseño experimental utilizado y las condiciones ambientales en los ríos, y especialmente en las instalaciones de plantas industriales, es que todas las pruebas se realizaron en condiciones estáticas. Por lo tanto, resta investigar si la frecuencia de desprendimiento en aguas en movimiento es similar a la observada en los tanques experimentales (Clarke y McMahon, 1996). Los análisis estadísticos sugieren que la influencia de la luz, que mostró un *effect size* alto, también podría ser aplicable a las aguas naturales sujetas al efecto de corrientes y otros factores; pero los efectos de la temperatura y la orientación del sustrato requieren estudios adicionales.

5. Conclusiones generales

Una de las consecuencias del cambio global, derivada de la creciente movilidad de personas y mercaderías entre los países del mundo, son los impactos ecológicos y económicos de las especies introducidas. La invasión de especies exóticas ha causado impactos importantes en ambientes terrestres, marinos y de agua dulce (Vitousek et al., 1996). El aumento de las invasiones en el último siglo trajo como consecuencia una variedad de impactos en los ecosistemas, entre los que se encuentran la homogeneización global de floras y faunas y la extinción de especies nativas (Simberloff et al., 2013; Winter et al., 2009; Pyšek y Richardson, 2010).

Históricamente, el estudio de las invasiones biológicas y sus consecuencias se ha centrado en los efectos negativos de las mismas (Correa et al., 2021). Sin embargo, esta visión generalmente es cuando menos incompleta. Los impactos negativos, frecuentemente muy importantes, atraen más atención por su notoriedad mediática y son más eficientes para conseguir reconocimiento por parte de los pares y recursos de las agencias de financiamiento de la ciencia, pero tienden a ignorar que prácticamente todas las invasiones tienen también efectos positivos. En la medida en que una nueva especie ocupa un nicho y establece nuevas relaciones con un sinnúmero de especies pre-existentes, es inevitable que perjudique (por competencia, predación, etc.) a algunas, y favorezca a otras (Smit et al., 1993; Davis, 2009; Jernelöv, 2017; Cassini, 2020; Vimercati et al., 2020; Boltovskoy et al., 2021b). Por ejemplo, un predador introducido es claramente negativo sobre la presa nativa, pero positivo para los predadores nativos que pueden comenzar a utilizarlo en su dieta. Más aún, en muchos hábitats, especialmente aquéllos donde la flora y/o fauna nativas han sido pauperizadas (frecuentemente por antropización o por introducciones biológicas), las especies introducidas pueden suplir muy eficientemente las funciones que originalmente estas nativas desaparecidas desempeñaban (Vizentin-Bugoni et al., 2019; Lundgren et al., 2020). Estas relaciones no son estáticas, sino que varían tanto en el tiempo como en el espacio. En otras palabras, son muy dependientes del contexto (Boltovskoy et al., 2021a).

Limnoperna fortunei, introducida en Sudamérica alrededor de 1991 (Pastorino et al., 1993), ilustra muy vívidamente esta combinación de efectos negativos y positivos sobre los ambientes lénticos y lóticos invadidos. Entre los impactos más estudiados se destacan los cambios en las tasas de reciclado de nutrientes, competencia con otros organismos filtradores, disminución del fitoplancton y clareado de la columna de agua, ocasionalmente aumento de las floraciones de cianobacterias, alteración de sustratos, dispersión de patógenos, etc. (Ogawa et al., 2004; Cataldo et al., 2005b; Boltovskoy et al., 2006; Boltovskoy y Correa, 2015). Sin embargo, muchos de estos efectos tienen resultados mixtos. Por ejemplo, el consumo de plancton (y material orgánico particulado en general) afecta a esta comunidad (y, potencialmente, a sus otros consumidores), pero favorece el clareado del agua aumentando su valor recreativo y facilitando la potabilización. También estimula el desarrollo de la vegetación acuática y a los animales que dependen de ella (e.g., aves, Boltovskoy et al., 2022a; Burlakova et al., 2023). Muchos invertebrados bentónicos son favorecidos por los bancos del bivalvo que les ofrecen protección y alimento, pero en ocasiones pueden afectar la oxigenación de las aguas adyacentes. El zooplancton es consumido por el mejillón, pero la facilitación de la vegetación acuática fanerogámica ofrece refugio a los animales planctónicos. Los individuos adultos son una nueva fuente de alimento de importancia para gran cantidad de peces nativos (Montalto et al., 1999; Ferriz et al., 2000; Penchaszadeh et al., 2000; Cataldo et al., 2002; Cataldo, 2015b; González-Bergonzoni et al., 2020), y sus larvas representan un recurso alimentario muy significativo para las larvas de muchos peces (Paolucci y Thuesen, 2015).

En el caso de *L. fortunei*, una especie, introducida en Sudamérica hace ya 30 años atrás, la erradicación es seguramente inviable, y aún si lo fuera, una evaluación objetiva de sus impactos actuales debe contemplar sus efectos tanto negativos como positivos. En este sentido, el análisis de la evolución temporal de sus poblaciones es un aspecto de particular importancia. A juzgar por su dispersión y densidad, la hipótesis de la liberación del enemigo (ver Capítulo 2) no pareciera aplicarse a *L. fortunei* ya que tiene innumerables predadores entre las especies locales (Montalto et al., 1999; Cataldo, 2015b;

González-Bergonzoni et al., 2020). Estudios de su predación indican que los moluscos ya eran muy activamente consumidos a ~10 años de su ingreso (Cataldo et al., 2002; Sylvester et al., 2007a). Actualmente, a casi 30 años de su introducción, los resultados de este trabajo sugieren que la presión de predación sobre *L. fortunei* se mantiene o aumentó, y está fuertemente ligada a la estacionalidad de la especie. El consumo en jaulas sin protección (con respecto a las protegidas con malla de 15 mm) pasó del 72% en 2002-2004 a 73-93% (en 2012-2014 y 2012-2012, respectivamente). Estos valores seguramente están subestimados (ver Capítulo 2) aunque también se debe considerar que estos resultados, de carácter exploratorio, podrían mostrar, además de la predación, la potencial influencia de otros factores tanto físicos, químicos como biológicos (ver apartado 2.4.7.).

Si bien no es ilógico suponer que esta presión de predación aumentó desde que el bivalvo ingresó a Sudamérica (tanto por la adaptación de los predadores potenciales a este nuevo recurso, como por su aumento numérico gracias a las mejores condiciones alimentarias; Carlsson y Strayer, 2009), no hay evidencias de que sus densidades hayan disminuido, aun cuando en algunos cuerpos de agua han sufrido oscilaciones muy importantes (Mariñelarena et al., 2016). En el Embalse de Salto Grande (Argentina-Uruguay), por ejemplo, un estudio pormenorizado de sus densidades larvales entre 2004 y 2019 (Boltovskoy et al., 2021a) sugiere que las poblaciones se han mantenido estables.

Si bien algunos estudios sobre otros bivalvos invasores indican que los predadores pueden afectar significativamente sus densidades (Magoulick y Lewis, 2002; Eggleton et al., 2004), en el caso de *L. fortunei* en Sudamérica la predación no es suficiente para provocar una declinación de sus poblaciones, y tampoco para frenar su expansión geográfica. En la última década la colonización de cuencas hidrográficas nuevas ha disminuido, pero no se detuvo: alrededor de 2016 se registró por primera vez en el Río San Francisco, Brasil (Barbosa et al., 2016) y en 2019 se observó en el Dique El Cadillal, Tucumán (Anónimo, 2019).

La filtración de material orgánico particulado por parte de *L. fortunei* y el consumo de las larvas y adultos del mejillón por parte de otros organismos tiene implicaciones importantes para las comunidades y los procesos de acoplamiento y transferencia de energía entre la columna de agua y los sedimentos (Karatayev et al., 1997; Boltovskoy et al., 2006; Ward y Ricciardi, 2007; Kelly et al., 2010; Burlakova et al., 2012). Es probable que los invertebrados bentónicos ejerzan una presión importante sobre las tallas más pequeñas de *L. fortunei*. Se ha observado la predación de estadios larvarios de *L. fortunei* por parte de predadores tales como el copépodo *Mesocyclops longisetus* y el rotífero *Asplanchna brightwelli* (C. Marinone, comunicación personal). En el estudio de 2002-2004 (Sylvester et al., 2007a), los estadios más afectados eran los juveniles de *L. fortunei*, sugiriendo que la predación por invertebrados puede ser muy importante. Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que, en la primera sección del delta del Paraná, lejos de disminuir, en los últimos 10 años *L. fortunei* ha aumentado en abundancia, a pesar de una presión de predación sostenida en el tiempo.

Como se comentara más arriba, las especies introducidas generalmente se consideran sólo como competidores exitosos que amenazan la economía, la biodiversidad nativa y la salud de los ecosistemas (Pimentel, 2002; Simberloff, 2003). Los resultados de este trabajo cuestionan este punto de vista y subrayan la necesidad de analizar cada introducción como un evento único con consecuencias que varían ampliamente de acuerdo al organismo y el lugar involucrados. En este estudio las densidades de invertebrados acuáticos fueron más altas en presencia del bivalvo que en su ausencia. Es necesario realizar estudios más detallados para evaluar si la facilitación del mejillón también aumenta la diversidad específica, o si solamente afecta a unas pocas especies que terminan dominando comunidades más densas pero menos diversas. Estos resultados tampoco confirman la hipótesis que, en las áreas invadidas, las especies introducidas tienen ventajas competitivas con respecto a las indígenas porque tienen menos predadores y competidores (Colautti et al., 2004). En sus áreas introducidas (Sudamérica, Japón), el mejillón dorado soporta una altísima presión de predación, aunque no sabemos si esta presión es menor en Sudamérica y Japón que en su rango nativo (China). Estas

conclusiones no implican de manera alguna que el resultado neto de los impactos de *L. fortunei* en las áreas invadidas sea positivo. Sin embargo, muestran que sus efectos son significativos, y si bien algunos son claramente indeseables (por ejemplo, las bioincrustaciones en instalaciones industriales, la promoción de las floraciones de cianobacterias, la introducción de parásitos de peces; Mackie y Claudi, 2010; Cataldo et al., 2012; Baba y Urabe, 2015), otros sugieren que este bivalvo desempeña el papel de una especie fundacional, en virtud de la cual en algunos compartimentos del ecosistema promueve procesos de facilitación que pueden tener una importancia comparable o incluso prevalecer sobre los negativos (Bertness y Callaway, 1994; Bruno et al., 2003).

A diferencia de estos impactos sobre el ambiente, como se viera antes los impactos sobre la gran mayoría de las actividades humanas son claramente negativos, y requieren inversiones sustanciales para su mitigación. La propagación de *L. fortunei* ha tenido impactos muy importantes en muchas plantas industriales, de producción de energía, plantas potabilizadoras, canales de transferencia de agua dulce, acuicultura, etc. (Boltovskoy et al., 2015a; Mackie y Claudi, 2010). A diferencia de los efectos sobre la biota, estos impactos son claramente negativos. *L. fortunei* obstaculiza el normal funcionamiento de las instalaciones al incrustarse y taponar sus sistemas de conducción de agua.

Se han propuesto diversos tratamientos para erradicar al mejillón dorado de sustratos donde puede anclarse, frecuentemente orientados a la eliminación de sus larvas, ya que son su principal fuente de dispersión (Claudi y Oliveira, 2015). Sin embargo, el presente estudio indica que la colonización inicial puede no estar restringida a las larvas, sino también involucrar adultos que se separan voluntariamente del sustrato y re-asientan en otro sitio. En el presente trabajo se ha observado que *L. fortunei* puede llegar a moverse hasta >200 mm en un día en peceras ubicadas en el laboratorio, pero en ambientes naturales lo que resulta más importante es que la distancia recorrida por un individuo desprendido voluntariamente y arrastrado por la corriente puede ser significativamente mayor.

6. Bibliografía

Akehoshi, Y. 2011. Study of ecological features and prevention of damage of *Limnoperna fortunei* in the irrigation institution. Reports of the Yahagi River Institute, 15:55-63

Albertson, L. K., MacDonald, M. J., Tumolo, B. B., Briggs, M. A., Maguire, Z., Quinn, S., Sanchez-Ruiz, J. A., Veneros, J., Burkle, L. A. 2021. Uncovering patterns of freshwater positive interactions using meta-analysis: Identifying the roles of common participants, invasive species and environmental context. Ecology Letters, 24:594-607

Anónimo. 2019. El Cadillal, en alerta por la presencia y expansión de mejillones dorados en el dique. (trans. La Gaceta (26 December 2019), vol DOI, edn., Tucumán (Argentina)

Armendáriz, L. C., Rodrigues, C. A., Ambrosio, E. S. 2011. Relationships between the spatial distribution of oligochaetes (Annelida, Clitellata) and environmental variables in a temperate estuary system of South America (Río de la Plata, Argentina). New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 45:263-279

Ávila Velandia, M. F. 2016. Evaluación del riesgo de introducción de especies invasoras en agua de lastre en buques que operan en el puerto de Buenos Aires. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina

Ayroza de Rezende, D. M. M., do Carmo, C. F., Camargo, A. F. M., de Oliveira, M. D., Petesse, M. L. 2019. Net cages enhance golden mussel (*Limnoperna fortunei*) larval density and condition factor. Freshwater Biology, 64:1593-1602

Baba, T., Urabe, M. 2015. Parasites of *Limnoperna fortunei*. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 55-65

Baigún, C., Minotti, P., Oldani, N. 2013. Assessment of sábalo (*Prochilodus lineatus*) fisheries in the lower Paraná River basin (Argentina)

based on hydrological, biological, and fishery indicators. Neotropical Ichthyology, 11:199-210

Baker, H. G. 1986. Patterns of plant invasion in North America. En: Mooney, H. A., Drake, J. A. (eds) Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Wiley, New York, New York (USA), pp. 44-57

Baker, P., Baker, S. M., Fajans, J. 2004. Nonindigenous marine species in the greater Tampa Bay ecosystem. Technical Publication #02-04. F. L. Gainesville. Tampa Bay Estuary Program

Barbosa, N. P. U., Silva, F. A., de Oliveira, M. D., dos Santos Neto, M. A., de Carvalho, M. D., Cardoso, A. V. 2016. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae): first record in the São Francisco River basin, Brazil. Check List, 12:1846

Belz, C. E., Darrigran, G. A., Bonel, N., Mader Netto, O. S. 2010. Density, Recruitment, and Shell Growth of *Limnoperna fortunei* (Mytilidae), an Invasive Mussel in Tropical South America. Journal of Freshwater Ecology, 25:227-233

Belz, C. E., Darrigran, G., Netto, O. S. M., Boeger, W. A., Ribeiro, P. J. 2012. Analysis of four dispersion vectors in inland waters: the case of the invading bivalves in South America. Journal of Shellfish Research, 31:777-784

Benke, A. C., Huryn, A. D., Smock, L. A., Wallace, J. B. 1999. Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. Journal of the North American Benthological Society, 18:308-343

Benson, A. J. 2014. Chronological history of zebra and quagga mussels (Dreissenidae) in North America, 1988-2010. En: Nalepa, T. F., Schloesser, D. W. (eds) Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control. Second edition, CRC Press, Boca Raton, Florida (USA), pp. 9-32

Bertness, M. D. 1984. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. Ecology, 65:370-381

Bertness, M. D., Grosholz, E. 1985. Population dynamics of the ribbed mussel, *Geukensia demissa*: the costs and benefits of an aggregated distribution. *Oecologia*, 67:192-204

Bertness, M. D., Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9:191-193

Bertness, M. D., Leonard, G. H., Levine, J., Bruno, J. 1999. Climate-driven interactions among rocky intertidal organisms caught between a rock and a hot place. *Oecologia*, 120:445-450

Blackburn, T. M., Duncan, R. P. 2001. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature*, 414:195-197

Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., Richardson, D. M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26:333-339

Blackburn, T. M., Dyer, E., Su, S., Cassey, P. 2015. Long after the event, or four things we (should) know about bird invasions. *Journal of Ornithology*, 156:15-25

Blossey, B., Notzold, R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83:887-889

Bó, R. F., Quintana, R. D., Malvárez, A. I. 2002. El uso de las aves acuáticas en la región del delta del río Paraná. En: Blanco, D. E., Beltrán, J., de la Balze, V. (eds) Primer taller sobre la caza de aves acuáticas. Hacia una estrategia para el uso sustentable de los recursos de los humedales, *Wetlands International*, La Plata (Argentina). pp 93–106

Boltovskoy, D., Cataldo, H. D. 1999. Population Dynamics of *Limnoperna fortunei*, an Invasive Fouling Mollusc, in the Lower Paraná River (Argentina). *Byofouling*, 14:255-263

Boltovskoy, D., Correa, N., Cataldo, D., 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., Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Cataldo, D., Karatayev, V., Sylvester, F., Mariñelarena, A. 2009. Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia*, 636:271-284

Boltovskoy, D., Almada, P., Correa, N. 2011. Biological invasions: assessment of threat from ballast-water discharge in Patagonian (Argentina) ports. *Environmental Science & Policy*, 14:578-583

Boltovskoy, D., Correa, N., Bordet, F., Leites, V., Cataldo, D. 2013. Toxic *Microcystis* (cyanobacteria) inhibit recruitment of the bloom-enhancing invasive bivalve *Limnoperna fortunei*. *Freshwater Biology*, 58:1968-1981

Boltovskoy, D. 2015a. Ecology and environmental impact of *Limnoperna fortunei*: introduction. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 147-151

Boltovskoy, D. 2015b. Distribution and colonization of *Limnoperna fortunei*: special traits of an odd mussel. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel, Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 301-311

Boltovskoy, D., Correa, N. 2015. Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America. *Hydrobiologia*, 746:81-95

Boltovskoy, D., Xu, M., Nakano, D. 2015a. Impacts of *Limnoperna fortunei* on man-made structures and control strategies: general overview. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel, Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 375-393

Boltovskoy, D., Morton, B., Correa, N., Cataldo, D., Damborenea, C., Penchaszadeh, P. E., Sylvester, F. 2015b. Reproductive output and seasonality of *Limnoperna fortunei*. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the

ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel, Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 67-103

Boltovskoy, D., Sylvester, F., Paolucci, E. M. 2018. Invasive species denialism: Sorting out facts, beliefs, and definitions. *Ecology and Evolution*, 8:11190-11198

Boltovskoy, D., Bordet, F., Leites, V., Cataldo, D. 2021a. Multiannual trends (2004-2019) in the abundance of larvae of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* and crustacean zooplankton in a large South American reservoir. *Austral Ecology*, 46:1221-1235

Boltovskoy, D., Correa, N., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Thuesen, E. V., Sylvester, F., Paolucci, E. M. 2021b. Traits and impacts of introduced species: a quantitative review of meta-analyses. *Hydrobiologia*, 848:2225-2258

Boltovskoy, D., Paolucci, E., MacIsaac, H. J., Zhan, A., Xia, Z., Correa, N. 2022a. What we know and don't know about the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia*, DOI: 10.1007/s10750-022-04988-5

Boltovskoy, D., Guiaşu, R., Burlakova, L., Karatayev, A. Y., Schlaepfer, M., Correa, N. 2022b. Misleading estimates of economic impacts of biological invasions: including the costs but not the benefits. *Ambio*, 51:1786-1799

Bonanno, G. 2016. Alien species: to remove or not to remove? That is the question. *Environmental Science & Policy*, 59:67-73

Bonel, N., Solari, L. C., Lorda, J. 2013. Differences in density, shell allometry and growth between two populations of *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) from the Río de la Plata basin, Argentina. *Malacologia*, 56:43-58

Bonel, N., Lorda, J. 2015. Growth and body weight variability of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) across habitat and season. *Malacologia*, 58:129-145

Bonetto, A. A. 1986. Fish of the Paraná system. En: Davies, B. R., Walker, K. F. (eds) *The ecology of river systems*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht (Netherlands), pp. 573-588

Bortolus, A., Carlton, J. T., Schwindt, E. 2015. Reimagining South American coasts: unveiling the hidden invasion history of an iconic ecological engineer. *Diversity and Distributions*, 21:1267-1283

Bottrell, H. H., Duncan, A., Gliwicz, Z. M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P., Weglenska, T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology*, 24:419-456

Botts, P. S., Patterson, B. A., Schloesser, D. W. 1996. Zebra Mussel effects on benthic invertebrates: physical or biotic? *Journal of the North American Benthological Society*, 15:179-184

Boucher, D. H. 1985. The idea of mutualism, past and future. En: Boucher, D. H. (ed) *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*. Oxford University Press (New York), pp. 1-27

Brancolini, F., Maroñas, M. E., Sendra, E. D., Colautti, D. C. 2015. Invasive bivalve assessment in the diet of pejerrey, *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835), at the Upper Río de la Plata, Argentina. *Journal of Applied Ichthyology*, 31:736-739

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), pp 1-89

Browne, K. A., Zimmer, R. K. 2001. Controlled field release of a waterborne chemical signal stimulated planktonic larvae to settle. *The Biological Bulletin*, 200:87-91

Brugnoli, E., Dabiezies, M. J., Clemente, J. M., Muniz, P. 2011. *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) en el sistema de embalses del Río Negro, Uruguay. *Oecologia Australis*, 15:576-592

Bruno, J. F., Bertness, M. D. 2001. Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. En: Bertness, M. D., Gaines, S. D., Hay, M. E. (eds) *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland (USA), pp. 201-218

- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18:119-125
- Bujes, C. S., Ely, I., Verrastro, L. 2007. *Trachemys dorbigni* (Brazilian Slider) diet. *Herpetological Review*, 38:335
- Bulté, G., Blouin-Demers, G. 2008. Northern map turtles (*Graptemys geographica*) derive energy from the pelagic pathway through predation on zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Freshwater Biology*, 53:497-508
- Burgiel, S., Foote, G., Orellana, M., Perrault, A. 2006. Invasive alien species and trade: Integrating prevention measures and international trade rules. Center for International Environmental Law and Defenders of Wildlife
- Burke, R. D. 1986. Pheromones and the gregarious settlement of marine invertebrate larvae. *Bulletin of marine science*, 39:323-331
- Burkett, E. M., Jude, D. J. 2015. Long-term impacts of invasive round goby *Neogobius melanostomus* on fish community diversity and diets in the St. Clair River, Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 41:862-872
- Burks, R. L., Tuchman, N. C., Call, C. A. 2002. Colonial aggregates: effects of spatial position on zebra mussel responses to vertical gradients in interstitial water quality. *Journal of the North American Benthological Society*, 21:64-75
- Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Padilla, D. K. 2006. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time. *Hydrobiologia*, 571:133-146
- Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Karatayev, V. A. 2012. Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia*, 685:121-134
- Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Hrycik, A. R., Daniel, S. E., Mehler, K., Rudstam, L. G., Watkins, J. M., Dermott, R., Scharold, J., Elgin, A. K., Nalepa, T. F. 2021. Six decades of Lake Ontario ecological history according to benthos. *Journal of Great Lakes Research*, DOI: 10.1016/j.jglr.2021.03.006

Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Boltovskoy, D., Correa, N. 2023. Ecosystem services provided by the exotic bivalves *Dreissena polymorpha*, *D. rostriformis bugensis*, and *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia*, 850:2811-2854

Byers, J. E., Smith, R. S., Pringle, J. M., Clark, G. F., Gribben, P. E., Hewitt, C. L., Inglis, G. J., Johnston, E. L., Ruiz, G. M., Stachowicz, J. J., Bishop, M. J. 2015. Invasion Expansion: Time since introduction best predicts global ranges of marine invaders. *Scientific Reports*, 5:12436

Campos, M. C. S. 2014. Modelagem matemática do processo de invasão de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857). Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais (Brazil). Technical Report GT 343, Controle do Mexilhão Dourado: Bioengenharia e novos materiais para aplicações em ecossistemas e usinas hidrelétricas, pp. 3-36

Campos, M. C. S., Andrade, A. F. A., Kunzmann, B., Galvão, D. D., Silva, F. A., Cardoso, A. V., Carvalho, M. D., Mota, H. R. 2014. Modelling of the potential distribution of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on a global scale. *Aquatic Invasions*, 9:239-242

Cardoso, C. C. 2014. Predadores ou dispersores? A relação do mexilhão-dourado *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) com quatro espécies de quelônios (Reptilia, Testudines) da planície costeira do Brasil subtropical. MSc Thesis, Fundação Universidade de Rio Grande (Brazil), pp 1-82

Carlsson, N. O. L., Strayer, D. L. 2009. Intraspecific variation in the consumption of exotic prey a mechanism that increases biotic resistance against invasive species? *Freshwater Biology*, 54:2315-2319

Carlsson, N. O., Sarnelle, O., Strayer, D. L. 2009. Native predators and exotic prey -an acquired taste? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7:525-532

Carlton, J. T., Geller, J. B. 1993. Ecological roulette: The global transport of non-indigenous marine organisms. *Science*, 261:78-82

- Carlton, J. T., Hodder, J. 1995. Biogeography and dispersal of coastal marine organisms: experimental studies on a replica of a 16th century sailing vessel. *Marine Biology*, 121:721-730
- Carlton, J. T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*, 78:97-106
- Carvalho, D. A., Collins, P. A., De Bonis, C. J. 2013. Predation ability of freshwater crabs: age and preyspecific differences in *Trichodactylus borellianus* (Brachyura: Trichodactylidae). *Journal of Freshwater Ecology*, 28:573-584
- Casas, G., Scrosati, R., Piriz, M. L. 2004. The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Biological Invasions*, 6:411-416
- Cassini, M. H. 2020. A review of the critics of invasion biology. *Biological Reviews*, 95:1467-1478
- Cataldo, D., 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., Boltovskoy, D., Stripeikis, J., Pose, M. 2001a. 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., Landoni, P. 2001b. Environmental toxicity assessment in the Paraná river delta (Argentina): simultaneous evaluation of selected pollutants and mortality rates of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) early juveniles. *Environmental Pollution*, 112: 379-389
- Cataldo, D., Boltovskoy, D., Marini, V., Correa, N. 2002. Limitantes de la expansión de *Limnoperna fortunei* en la Cuenca del Plata: la predación por peces. Terceras Jornadas para la Conservación de la Fauna Íctica del Río Uruguay, Paysandú (Uruguay)

- Cataldo, D., Boltovskoy, D., Hormosa, J. L., Canzi, Carla. 2005a. Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (bivalvia: Mytilidae). Journal of Molluscan Studies, 71:41-46
- Cataldo, D., O'Farrell, I., Paolucci, E. Sylvester, F., Boltovskoy, D. 2005b. Efectos de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton y los nutrientes. III Congreso Argentino de Limnología, Chascomús (Argentina)
- Cataldo, D., O'Farrell, I., Paolucci, E. M., Sylvester, F., Boltovskoy, D. 2012. Impact of the invasive golden mussel (*Limnoperna fortunei*) on phytoplankton and nutrient cycling. Aquatic Invasions, 7:91-100
- Cataldo, D. 2015a. Larval development of *Limnoperna fortunei*. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 43-53
- Cataldo, D., 2015b. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with adult fishes. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 231-248
- Cawein, J. 1993. Zebra mussel aggregation and migration: a study of mobility and micro-habitat site selection by the invading mollusk *Dreissena polymorpha*. MSc Thesis, Northwestern University, Evanston, USA
- Chase, M. E., Bailey, R. C. 1996. Recruitment of *Dreissena polymorpha*: does the presence and density of conspecifics determine the recruitment density and pattern in a population? Malacologia, 38:19-31
- Chun, Y. J., van Kleunen, M., Dawson, W. 2010. The role of enemy release, tolerance and resistance in plant invasions: Linking damage to performance. Ecology Letters, 13:937-946
- Clarke, M., McMahon, R. F. 1996. Effects of current velocity on byssal attachment in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). Canadian Journal of Zoology, 74:63-69

Claudi, R., Oliveira, M. D. 2015. Chemical strategies for control of the golden mussel (*Limnoperna fortunei*) in industrial facilities. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 417-441

Cohen, A. N., Carlton, J. T. 1995. Biological study nonindigenous aquatic species in a United States estuary: A case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and Delta. SFEI Contribution No. 185. U. S. Fish and Wildlife Service: Washington DC

Colautti, R. I., MacIsaac, H. J. 2004. A neutral terminology to define "invasive" species. *Diversity and distributions*, 10:135-141

Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., MacIsaac, H. J. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7:721-733

Comitato, J. A., Comitato, A. E., Platt, R. V., Grupe, B. M., Piniak, W. E. D., Gownaris, N. J., Reeves, K. A., Vissicelli, A. M. 2014. Recruitment facilitation and spatial pattern formation in soft-bottom mussel beds. *Ecosphere*, 5:1-26

Correa, N., Almada, P. 2013. Agua de lastre y especies exóticas. *Ciencia Hoy*, 22:59-64

Correa, N., Sardiña, P., Perepelizin, P., Boltovskoy, D. 2015. *Limnoperna fortunei* colonies: structure, distribution and dynamics. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 119-143

Correa, N., Guiaşu, R. C., Boltovskoy, D. 2021. Invasion biology: Evidence, assumptions, and conservatism. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Argentina)*, 72:171-215

Costa, R., Aldridge, D. C., Moggridge, G. D. 2008. Seasonal variation of zebra mussel susceptibility to molluscicidal agents. *Journal of Applied Ecology*, 45:1712-1721

Côté, I. M., Jelnikar, E. 1999. Predator-induced clumping behavior in mussels (*Mytilusedulis Linnaeus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235:201-211

Cousens, R., Mortimer, M. 1995. Dynamics of weed populations. Cambridge University Press, Cambridge (UK)

Cox, G. W. 2002. Alien species and evolution. The evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes and interacting native species. Island Press, Washington (USA)

Crawley, M. J. 1987. What makes a community invasible? En: Gray, A. J, Crawley, M. J., Edwards, P. J. (eds) Colonization, succession and stability. Blackwell Scientific, Oxford (UK), pp. 429-453

Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97:153-166

Crooks, J. A. 2005. Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience*, 12:316-329

Crossman, E. J., Cudmore, B. C. 2000. Summary of Fishes Intentionally Introduced in North America. En: Claudi, R y Leach, J. H. (comps.) Non-indigenous freshwater organisms: Vectors, biology, and impacts, Lewis Publishers, Nueva York (USA), pp. 99-112

Crystal-Ornelas, R., Lockwood, J. L. 2020. Cumulative meta-analysis identifies declining but negative impacts of invasive species on richness after 20 years. *Ecology*, 101:e03082

Czarnoleski, M., Müller, T., Adamus, K., Ogorzelska, G., Sog, M. 2010. Injured conspecifics alter mobility and byssus production in zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 176:269-278

Czarnoleski, M., Müller, T., Kierat, J., Gryczkowski, L., Chybowski, Ł. 2011. Anchor down or hunker down: an experimental study on zebra mussels' response to predation risk from crayfish. *Animal Behaviour*, 82:543-548

D'Antonio, C. M., y Vitousek, P. M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:63-87

Daehler, C. C. 2001. Darwin's Naturalization Hypothesis Revisited. *The American Naturalist*, 158:324-330

Damborenea, M. C., Penchaszadeh, P. 2006. Biología reproductiva de *Limnoperna fortunei*. En: Darrigran, G., Damborenea, M. C. (eds) Bio-invasion del mejillón dorado en el continente americano. Editorial de la Universidad de La Plata, La Plata (Argentina), pp. 71-84

Darrigran, G. A., Martin, S. M., Gullo, B., Armendariz, L. 1998. Macroinvertebrates associated with *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in Río de la Plata, Argentina. *Hydrobiologia*, 367:223-230

Darrigran, G. A., Penchaszadeh, P. E., Damborenea, 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. A., Penchaszadeh, P. E., Damborenea, C. 2000. An invasion tale: *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) in the Neotropics in 10th International Aquatic Nuisance Species and Zebra Mussels Conference, Toronto (Canada)

Darrigran, G. A., 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions*, 4:145-156

Darrigran, G. A., Damborenea, C., Penchaszadeh, P. E., Taraborelli, C. 2003. Reproductive stabilization of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) after ten years of invasion in the Americas. *Journal of Shellfish Research*, 22:141-146

Darrigran, G. A., Damborenea, C., Greco, N. 2007. An evaluation pattern for antimacrofouling procedures: *Limnoperna fortunei* larvae study in a hydroelectric power plant in South America. *A Journal of the Human Environment*, 36:575-579

Darrigran, G. A., Damborenea, C. 2011. Ecosystem engineering impact of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science*, 28:1-7

Darrigran, G. A., Damborenea, C., Drago, E. C., Ezcurra de Drago, I., Paira, A. 2011. Environmental factors restrict the invasion process of *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) in the Neotropical region: A case study from the Andean tributaries. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 47:221-229

Darwin, C. 1859. *The origin of species*. London, Murray (UK)

David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, P. F., Chapuis, E., Loeuille, N. 2017. Chapter One - Impacts of Invasive Species on Food Webs: A Review of Empirical Data. En: Bohan, D. A, Dumbrell, A. J., Massol, F. (eds) *Advances in Ecological Research*, Academic Press, Cambridge, Massachusetts (USA), pp. 1-60

Davies, K. F., Cavender-Bares, J., Deacon, N. 2011. Native communities determine the identity of exotic invaders even at scales at which communities are unsaturated. *Diversity and Distributions*, 17:35-42

Davis, M. A. 2009. *Invasion biology*. Oxford University Press, New York (USA), pp. 1-244

Dayton, P. C. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monograph*, 41:351-389

Dayton, P. K. 1972. Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound Antarctica. En: Parker, B. C. (ed) *Proceedings of the Colloquium on Conservation Problems in Antarctica*. Allen Press, pp. 81-96

Dayton, P. K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 45:137-159

de Ávila-Simas, S., Reynalte-Tataje, D. A., Zaniboni-Filho, E. 2019. Fish predators of the golden mussel *Limnoperna fortunei* in different environments in a South American subtropical river. *Boletim do Instituto de Pesca*, 45:e484

Depetris, P. J., Kempe, S. 1993. Carbon dynamics and sources in the Paraná River. *Limnology and Oceanography*, 38:382-395

Depetris, P. J., Gaiero, D. M., Probst, J. L., Hartmann, J., Kempe, S. 2005. Biogeochemical output and typology of rivers draining Patagonia's Atlantic seaboard. *Journal of Coastal Research*, 214:835-844

Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A-C., Gozlan, R. E., Roiz, D., Jarić, I., Salles, J-M., Bradshaw, C. J. A., Courchamp, F. 2021. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592:571-576

di Castri, F. 1989. History of biological invasions with emphasis on the Old World. En: Drake, J., di Castri, F., Groves, R., Kruger, F., Mooney, H. A., Rejmanek, M., Williamson, M. (eds) *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, New York, New York (USA), pp. 1-30

Donatelli, R. J., Posso, S. R., Toledo, M. C. B. 2014. Distribution, composition and seasonality of aquatic birds in the Nhecolândia sub-region of South Pantanal, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 74:844-853

Dos Santos, C. L., Xavier, I. M. G., Oliveira, M. D., Jacobi, C. M. e Eilers, V. 2007. Influência da concentração de cálcio na taxa de crescimento do mexilhão dourado (*Limnoperna fortunei*) em ambientes do Pantanal Sul-Matogrossense. En: 11 Congresso Brasileiro de Limnologia, Rio de Janeiro (Brazil)

Duchini, D., Boltovskoy, D. and Sylvester, F. 2015. Detachment, displacement and reattachment activity in a freshwater byssate mussel (*Limnoperna fortunei*): the effects of light, temperature and substratum orientation. *Biofouling*, 31:599-611

Duchini, D., Boltovskoy, D., Sylvester, F. 2018. The invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in South America: multiannual changes in its predation and effects on associated benthic invertebrates. *Hydrobiologia*, 817:431-446

Eckblad, J.W. 1971. Weight-Length Regression Models for Three Aquatic Gastropod Populations. *American Midland Naturalist*, 85: 271-274

Eckroat, L. R., Masteller, E. C., Shaffer, J. C., Steele, L. M. 1993. The byssus of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): morphology, byssal thread

formation, and detachment. En: Nalepa, T. F y Schloesser, D. (eds) Zebra mussels: biology, impacts, and control. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida (USA), pp. 239-263

Eckman, J. E. 1985. Flow disruption by an animal-tube mimic affects sediment bacterial colonization. *Journal of Marine Research*, 43:419-435

Eckman, J. E., Duggins, D. O., Sewell, A. T. 1989. Ecology of understory kelp environments. I. Effects of kelps on flow and particle transport near the bottom. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 129:173-187

Edmondson, W. T., Winberg, G. G. 1971. A manual on methods for the assessment of secondary production fresh waters. Blackwell, Oxford, (USA), pp. 1-358

Eggleton, M. A., Miranda, L. E., 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

Ellis, E. C., Antill, E. C., Kreft, H. 2012. All is not loss: plant biodiversity in the anthropocene. *PLoS ONE*. 7, e30535

Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman [and Hall, London, UK](#)

Enders, M., Jeschke, J. M. 2018. A network of invasion hypotheses. En: Jeschke, J. M., Heger, T. (eds) *Invasion biology: hypotheses and evidence*, CABI, Wallingford (UK), pp. 49–59

Ernandes-Silva, J., Pinha, G. D., Mormul, R. M. 2017. Environmental variables driving the larval distribution of *Limnoperna fortunei* in the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29:e108

Fabián, D., Ferrer, C., Pereira, J., Muniz, P., Capurro, L., Mandiá, M., Failache, G., Brugnoli, E. 2021. Variación anual de larvas del mejillón dorado (*Limnoperna fortunei*) en sistemas de refrigeración de centrales hidroeléctricas en embalses del Río Negro, Uruguay. *INNOTEC (Revista del Laboratorio Tecnológico del Uruguay)*, 22:e572

- Felker-Quinn, E., Schweitzer, J. A., Bailey, J. K. 2013. Meta-analysis reveals evolution in invasive plant species but little support for Evolution of Increased Competitive Ability (EICA). *Ecology and Evolution*, 3:739-751
- Feller, R. J., Warwick, R. M. 1988. Energetics. En: Higgins, H. P., Thiel, H. (eds) *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, District of Columbia (USA), pp. 181-196
- Ferriz, R. A., Villar, C. A., Colautti, D., 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. *Hidrobiología*, 2:151-156
- Giglio, M. L., Dreher Mansur, M. C., Damborenea, C., Penchaszadeh, P. E., Darrigran, G. 2016. Reproductive pattern of the aggressive invader *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) in South America. *Invertebrate Reproduction & Development*, 60:175-184
- Godoy, A. C., Corrêia, A. F., Rodrigues, R. B., Boscolo, W. R., Bittencourt, F., Nervis, J. A. L., Feiden, A. 2018. Three native species as possible control for *Limnoperna fortunei* in net cage farming in the Itaipu Reservoir. *Water, Air, & Soil Pollution*, 229:241
- Gollasch, S. 2002. The importance of ship hull fouling as a vector of species introductions into the North Sea. *Biofouling*, 18:105-121
- González-Bergonzoni, I., Silva, I., Teixeira de Mello, F., D'Anatro, A., Bocardi, L., Stebniki, S., Brugnoli, E., Tesitore, G., Vidal, N., Naya, D.E. 2020. Evaluating the role of predatory fish on the invasion of the Asian golden mussel (*Limnoperna fortunei*) in a subtropical river. *Journal of Applied Ecology*, 57:717-728
- Goodenough, A. E. 2010. Are the ecological impacts of alien species misrepresented? A review of the "native good, alien bad" philosophy. *Community Ecology*, 11:13-21
- Granse, D., Suchrow, S., Jensen, K. 2021. Long-term invasion dynamics of *Spartina* increase vegetation diversity and geomorphological resistance of salt marshes against sea level rise. *Biological Invasions*, 23:871-883

Gregg, M., Rigby, G., Hallegraeff, G. M. 2009. Review of two decades of progress in the development of management options for reducing or eradicating phytoplankton, zooplankton and bacteria in ship's ballast water. *Aquatic Invasions*, 4:521-565

Grigorovich, I. A., Colautti, R. I., Mills, E. L., Holeck, K., Ballert, A. G., MacIsaac, H. J. 2003. Ballast-mediated animal introductions in the Laurentian Great Lakes: retrospective and prospective analyses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60:740-756

Grudpan, C., Avaku, P., Kovitvadhi, U. 2016. Feeding selection on mollusk by the Indochinese molluscivorous catfish (*Helicophagus leptorhynchus* Ng & Kottelat, 2000) in the Mun River, Thailand. *Kasetsart University Fisheries Research Bulletin*, 40:26-38

Grutters, B. M. C., Verhofstad, M. J. J. M., van der Velde, G., Rajagopal, S., Leuven R. S. E. W. 2012. A comparative study of byssogenesis on zebra and quagga mussels: the effects of water temperature, salinity and light-dark cycle. *Biofouling*, 28:121-129

Guiaşu, R. C. 2016. Non-native species and their role in the environment: the need for a broader perspective. Brill, Leiden (The Netherlands), pp. 1-316

Gurevitch, J., Fox, G. A., Wardle, G. M., Inderjit, Taub, D. 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters*, 14: 407-418

Hadfield, M. G., Paul, V. J. 2001. Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. En: McClintock, J. B., Baker, W. (eds) *Marine Chemical Ecology*. CRC Press, Boca Raton, Florida (USA), pp. 431-461

Halaj, J., Wise, D. H. 2001. Terrestrial Trophic Cascades: How Much Do They Trickle? *The American Naturalist*, 157:262-281

Hallegraeff, G. M., Bolch, C. J. 1992. Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ships' ballast water: Implications for plankton biogeography and aquaculture. *Journal of plankton research*, 14:1067-1084

Hamilton, D. J., Ankney, C. D., Bailey, R. C. 1994. Predation of zebra mussels by diving ducks: an enclosure study. *Ecology*, 75:521-531

Hay, M. E. 1986. Associational plant defense and the maintenance of species diversity: Turning competitors into accomplices. *The American Naturalist*, 128:617-641

Highsmith, R. C. 1982. Induced settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster excentricus*) larvae in predator-free sites: Adult sand dollar beds. *Ecology*, 63:329-337

Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J. S., Bridgewater, P., Cramer, V. A., Epstein, P. R., Ewel, J. J., Klink, C. A., Lugo, A. E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D. M., Sanderson, E. W., Valladares, F., Vilà, M., Zamora, R., Zobel, M. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*, 15:1-7

Howarth, F. G. 1985. Impacts of alien land arthropods and mollusks on native plants and animals in Hawaii. En: Stone, C. P., Scott, J. M. (eds) *Hawaii's Terrestrial Ecosystems: Preservation and Management*. University of Hawaii Cooperative National Park Resources Study Unit, Honolulu, Hawaii, (USA), pp. 149-179

Huffaker, C. B. 1958. Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27:343-383

Hulme, P. E., Pysěk, P., Nentwig, W., Vilà, M. 2009. Will threat of biological invasions unite the European Union? *Science*, 324:40-41

Hulme, P. E. 2015. Resolving whether botanic gardens are on the road to conservation or a pathway for plant invasions. *Conservation Biology*, 29:816-824

Hünicken, L. A., M. Abrameto, Bonel, N. 2019. *Corbicula* at its southernmost invasion front in Patagonia: Unusual low density and asymmetric trait responses to varying environmental conditions. *Journal of Molluscan Studies*, 85: 143–153

Hunter, M. D., Price, P. W. 1992. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73:724-732

Iacarella, J. C., Mankiewicz, P. S., Ricciardi, A. 2015. Negative competitive effects of invasive plants change with time since invasion. *Ecosphere*, 6:art123

Isaac, A., Fernandes, A., Ganassin, M. J. M., Hahn, N. S. 2014. Three invasive species occurring in the diets of fishes in a Neotropical floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 74:16-22

Iwasaki, K. 1997. Climbing behaviour and tolerance to aerial exposure of a freshwater mussel, *Limnoperna fortunei*. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 56:15-25

Iwasaki, K., Uryu, Y. 1998. Life cycle of a freshwater Mytilid mussel, *Limnoperna fortunei* in Uji River, Kyoto. *Venus. Japanese Journal of Malacology*, 57:105-113

Iwasaki, K. 2015. Behavior and taxis of young and adult *Limnoperna fortunei*. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 249-260

Iwaszkiw, J. M. 2005. Estadísticas de exportaciones pesqueras de la Cuenca del Plata, Argentina 1994 -2005. In: IV Taller Internacional sobre enfoques regionales para el desarrollo y gestión de embalses en la Cuenca del Plata, Salto Grande, Argentina-Uruguay

Jackson, J. B. C. 1981. Interspecific Competition and Species' Distributions: The Ghosts of Theories and Data Past. *American Zoologist*, 21:889-901

Jernelöv, A. 2017. The long-term fate of invasive species. Aliens forever or integrated immigrants with time? Springer, Cham (Switzerland), pp. 1-296

Jeschke, J. M., Heger, T. (eds). 2018. Invasion Biology. Hypotheses and evidence. CABI, Wallingford (UK), pp. 1-177

Jones, C. G., Lawton, J. H. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69:373-386

Kapusta, S. K., Fagundes de Freitas, S. M. 2012. *Limnoperna fortunei* na bacia hidrográfica do baixo Rio Jacuí: relações com a comunidade de macroinvertebrados bentônicos. En: Mansur, M. C. D., Santos, C. P., Pereira, D., Padula, P. I. C., Leite Zurita, M. L., Raya, R. M. T., VilarN. M., Aydos, B. P. E. (eds) Moluscos límnicos invasores no Brasil. Biologia, prevenção, controle, Redes Editora, Porto Alegre (Brazil), pp. 243-246

Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Padilla, D. K. 1997. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *Journal of Shellfish Research*, 16:187-203

Karatayev, A. Y., Boltovskoy, D., Padilla, D. K., Burlakova, L. E. 2007a. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Journal of Shellfish Research*. 26:205-213

Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Karatayev, V. A., Boltovskoy, D. 2010. *Limnoperna fortunei* versus *Dreissena polymorpha*: Population densities and benthic community impacts of two invasive freshwater bivalves. *Journal of Shellfish Research*, 29:975-984

Karatayev, A. Y., Boltovskoy, D., Burlakova, L. E., Padilla, D. K. 2015. Parallels and contrasts between *Limnoperna fortunei* and *Dreissena* species. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 261-297

Kats, L. B., Ferrer, R. P. 2003. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions*, 9:99-110

Kavouras, J. H., Maki, J. S. 2003. Effects of biofilms on zebra mussel postveliger attachment to artificial surfaces. *Invertebrate Biology*, 122:138-151

Keane, R. M., Crawley, M. J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in ecology & evolution*, 17:164-170

Kelly, D. W., Herborg, L-M., MacIsaac, H. J. 2010. Ecosystem changes associated with *Dreissena* invasions: recent developments and emerging issues. En: van der Velde, G., Rajagopal, S., Bij de Vaate, A. (eds) The Zebra Mussel in Europe. Backhuys Publishers, Leiden (Netherlands), pp. 199-210

King, R. B., Ray, J. M., Stanford, K. M. 2006. Gorging on gobies: beneficial effects of alien prey on a threatened vertebrate. Canadian Journal of Zoology, 84:108-115

Kluza, D. A., McNyset, K. M. 2005. Ecological niche modeling of aquatic invasive species. Aquatic Invaders, 16:1-7

Kobak, J., Nowacki, P. 2007. Light-related behaviour of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*, Bivalvia). Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie, 169:341-352

Kobak, J., Rynska, A. 2014. Environmental factors affecting behavioural responses of an invasive bivalve to conspecific alarm cues. Animal Behaviour, 96:177-186

Kolar, C. S., Lodge, D. M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology & Evolution, 16:199-204

Korgina, E. 1982. O dvizhenii *Dreissena polymorpha* Pall [On the movement of *Dreissena polymorpha* Pall]. Biologiya Vnutrennikh Vod Informatzionnyi Byulletin, 53:17-21

Kornas, J. 1990. Plant Invasions in central Europe: historical and ecological aspects. En: di Castri, F., Hansen, A. J., Debussche, M. (eds) Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Kluwer (Netherlands), pp. 19-36

Kuebbing, S. E., Nuñez, M. A. 2018. Current understanding of invasive species impacts cannot be ignored: potential publication biases do not invalidate findings. Biodiversity and Conservation, 27:1545-1548

Leppäkoski, E. 1984. Introduced species in the Baltic Sea and its coastal ecosystems. Ophelia Supplementum, 3:123-135

Lewandowski, K. 2001. Development of populations of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes. Folia Malacologica, 9:171-216

Levine, J. M., Adler, P. B., Yelenik, S. G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7:975-989

Linares, M. S., Callisto, M., Marques, J. C. 2017. Invasive bivalves increase benthic communities complexity in neotropical reservoirs. *Ecological Indicators*, 75:279-285

Liu, H., Stiling, P. 2006. Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, 8:1535-1545

Liu, F., Wang, J., Liu, H. 2019. Seasonal variations in food resource partitioning among four sympatric gudgeon species in the upper Yangtze River. *Ecology and evolution*, 9:7227-7236

Lockwood, J. L., Cassey, P., Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 223-228

López, G. R. 1988. Comparative ecology of the macrofauna of freshwater and marine muds. *Limnology and Oceanography*, 33:946-962

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). *Iberus*, 16:105-108

Lundgren, E. J., Ramp, D., Rowan, J., Middleton, O., Schowaneck, S. D., Sanisidro, O., Carroll, S. P., Davis, M., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., Wallach, A. D. 2020. Introduced herbivores restore Late Pleistocene ecological functions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117:7871

Luukkonen, D. R., Kafkas, E. N., Shirkey, B. T., Winterstein, S. R. 2014. Impacts of dreissenid mussels on the distribution and abundance of diving ducks on Lake St. Clair. En: Nalepa, T. F., Schloesser, D. W. (eds) *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control*. Second edition, CRC Press, Boca Raton (USA), pp. 647-660

Ma, C., Li, S. P., Pu, Z., Tan, J., Liu, M., Zhou, J., Li, H., Jiang, L. 2016. Different effects of invader-native phylogenetic relatedness on invasion success and impact: A meta-analysis of Darwin's naturalization hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283:20160663

MacIsaac, H. J., Sprules, W. G., 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

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., Grigorovich, I. A., Ricciardi, A. 2001. Reassessment of species invasions concepts: the great lakes basin as a model. Biological Invasions, 3:405-416

Mack, R. N. 1985. Invading plants: their potential contribution to population biology. En: White, J. (ed) Studies on plant demography: John L. Harper festschrift. Academic Press, London (UK), pp. 127-142

Mack, R. N. 1995. Understanding the processes of weed invasions: the influence of environmental stochasticity. En: Stirton, C. (ed) Weeds in a changing world. Proceedings of a Symposium. British Crop Protection Council No. 64, Brighton (UK), pp. 65-74

Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, A. F. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences and control. Ecological Applications, 10:689-710

Mackie, G. L., Gibbons, W. N., Muncaster, B. W., Gray, I. M. 1989. The zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: a synthesis of European experiences and preview for North America in Toronto (Canada): Great Lakes Section, Water Resources Branch, Ontario Ministry of the Environment (Canada), pp. 1-76

Mackie, G. L., Claudi, R. 2010. Monitoring and control of macrofouling mollusks in freshwater systems. CRC Press, Boca Raton (FL)

Mackie, G.L., Brinsmead, J.K. 2017. A risk assessment of the golden mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) for Ontario, Canada. Management of Biological Invasions, 8:383-402

Magara, Y., Matsui, Y., Goto, Y., Yuasa, A. 2001. Invasion of the non-indigenous nuisance mussel, *Limnoperna fortunei*, into water supply facilities in Japan. Journal of Water Supply: Research and Technology-Aqua, 50:113-124

Magoulick, D. D., 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., Santos, C. P., Darrigran, G., Heydrich, I., Callil, C. T., Cardoso, F. R. 2003. Primeiros dados quali-quantitativos do mexilhão-dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker), no Delta do Jacuí, no Lago Guaíba e na Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil e alguns aspectos de sua invasão no novo ambiente. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20:75-84

Mansur, M. C. D., Santos, C. P., Richinitti, L. M. Z., Pereira, D., Batista, C. B., da Silveira, M. B., de Fraga, A., Regina, M., Pons, M. C. 2008. Ocorrência de moluscos límnicos e crustáceo em macroaglomerados do mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) sobre sarandi no lago Guaíba (RS, Brasil). *Biotemas*, 21:179-182

Mariñelarena, A., MacDonagh, M. E., Donadelli, J., Casco, M. A. 2016. Un caso inusual de eutrofización en el Embalse Río Tercero: el posible rol de dos bioinvasores. *Biología Acuática*, 31:10-18

Maroñas, M. E., Darrigran, G. A., Sendra, E. D., Breckon, G. 2003. Shell growth of the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Mytilidae) in the Rio de la Plata, Argentina. *Hydrobiologia*, 495:41-45

Marsden, J. E., Lansky, D. M. 2000. Substrate selection by settling zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, relative to material, texture, orientation, and sunlight. *Canadian Journal of Zoology*, 78:787-793

Maron, J. L., Vila, M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95:361-373

Mazak, E. J., MacIsaac, H. J., Servos, M. R., Hesslein, R. 1997. Influence of feeding habits on organochlorine contaminant accumulation in waterfowl on the Great Lakes. *Ecological Applications*, 7:1133-1143

McCarthy, P. H., Crowder, L. B. 2000. An overlooked scale of global transport: Phytoplankton species richness in ships' ballast water. *Biological Invasions*, 2:321-322

- McCullagh, P., Nelder, J. A. 1983. Generalized linear models. Chapman and Hall, London (UK)
- McEwen, G. F., Johnson, M. W., 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. Serie A, 7:502-527
- McMahon, R. F., Bogan, A. E. 2001. Mollusca: Bivalvia. En: Thorn, J. H., Covich, A. P. (eds) Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press, San Diego (USA), pp. 331-429
- Mehler, K., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Elgin, A. K., Nalepa, T. F., Madenjian, C. P., Hinchey, E. 2020. Long-term trends of Lake Michigan benthos with emphasis on the southern basin. Journal of Great Lakes Research, 46:528–537
- Meijer, K., Schilthuisen, M., Beukeboom, L., Smit, C. 2016. A review and meta-analysis of the enemy release hypothesis in plant-herbivorous insect systems. PeerJ, 4:e2778
- Melo de Rosa, D., Santos, G. B., Gomes, P. L. A., Campos, M. C. S., Dias, J. H. P. 2014. Occurrence of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) in the fish diet from a south-eastern Brazilian reservoir. Journal of Applied Ichthyology, 31:188-191
- Melo de Rosa, D., Gaspar, M. R. C., Silva, F. A., Pompeu, P. S. 2018. Impacts of predation by piapara *Megaleporinus obtusidens* (Valenciennes, 1837) on the population densities of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857). Biological Control, 129:158-163
- Melo de Rosa, D., de Sene, A. M., Moreira, M. Z., Pompeu, P. S. 2021. Non-native prey species supporting fish assemblage biomass in a Neotropical reservoir. Biological Invasions, 23:2355-2370
- Mendoza, R., Ramírez-Martínez, C., Aguilera, C., Meave del Castillo, M. E. 2014. Principales vías de introducción de las especies exóticas. En: Mendoza, R., Koleff, P. (coords.) Especies acuáticas invasoras en México.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, (México), pp. 43-73

Menge, B. A., Sutherland, J. P. 1987. Community Regulation: Variation in Disturbance, Competition, and Predation in Relation to Environmental Stress and Recruitment. *The American Naturalist*, 30:730-757

Mitchell, C. E., Power, A. G. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421:625-627

Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., Seabloom, E. W., Torchin, M. E., Vazquez, D. P. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9:726-740

Mittelbach, G. G., Osenberg, C. W., Wainwright, P. C. 1999. Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: phenotypic plasticity or evolution? *Evolutionary Ecology Research*, 1:111-28

Molloy, D. P., Karatayev, A. Y., Burlakova, E. B., Kurandina, D. P., Laruelle, F. 1997. Natural enemies of Zebra Mussels: predators, parasites, and ecological competitors. *Reviews in Fisheries Science*, 5:27-97

Montalto, L., Oliveros, O. B., Ezcurra de Drago, I., 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

Montalto, L. 2015. Control of *Limnoperna fortunei* fouling by desiccation. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel, Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 455-461

Morato, M. M., Ávila-Simas, S., Reynalte-Tataje, D. A., Zaniboni-Filho, E., Silveira, H. B., Normey-Rico, J. E. 2019. Modelling the ecological effect of the golden mussel invasion in Uruguay River. *IFAC-PapersOnLine*, 52:721-726

Mori, S. 1948. Daily rhythmic activities of "martens" pearloysters (*Pinctada martensi* (Dunker)). *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 15:46-51

Morse, D. E., Morse, A. N. C. 1991. Enzymatic characterization of the morphogen recognized by *Agaricia humilis* (scleractinian coral) larvae. The Biological Bulletin, 181:104-122

Mörtl, M., Rothhaupt, K-O. 2003. Effects of adult *Dreissena polymorpha* on settling juveniles and associated macroinvertebrates. International Review of Hydrobiology, 88:561-569

Morton, B. 1975. The colonization of Hong Kong's raw water supply system by *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilacea) from China. Malacologia Review, 8:91-105

Morton, B. 1977. The population dynamics of *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong. Malacologia, 16:165-182

Morton, B. 1982. The reproductive cycle in *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) fouling Hong Kong's raw water supply system. Oceanologia Limnologia Sinica, 13:312-324

Morton, B. 2015. The biology and anatomy of *Limnoperna fortunei*, a significant freshwater bioinvader: blueprints for success. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 3-41

Moyle, P. B., Light, T. 1996. Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. Biological Conservation, 78:149-161

Mulder, C. P. H.; Uliassi, D. D., Doak, D. F. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 98:6704-6708

Myers, J. D., Cory, J. S. 2017. Chapter 12. Biological control agents: Invasive species or valuable solutions? En Vilà, M., Hulme, P. E. (eds.) *Impact of biological invasions on ecosystem services*. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 191-202

Nakano, D., Kobayashi, T., Sakaguchi, I. 2010a. Differences in larval dynamics of golden mussel *Limnoperna fortunei* between dam reservoirs with

and without an aeration system. *Landscape and Ecological Engineering*, 6:53-60

Nakano, D., Kobayashi, T., Sakaguchi, I. 2010b. Predation and depth effects on abundance and size distribution of an invasive bivalve, the golden mussel *Limnoperna fortunei*, in a dam reservoir. *Limnology*, 11:259-266

Nakano, D., Kobayashi, T., Endo, N., Sakaguchi, I. 2011. Growth rate and settlement of *Limnoperna fortunei* in a temperate reservoir. *Journal of Molluscan Studies*, 77:142-148

Nakano, D., Kobayashi, T., Sakaguchi, I. 2015a. Population dynamics and growth of *Limnoperna fortunei*. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*, Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 105-118

Nakano, D., Baba, T., Endo, N., Nagayama, S., Fujinaga, A., Uchida, A., Shiragane, A., Urabe, M., Kobayashi, T. 2015b. Invasion, dispersion, population persistence and ecological impacts of a freshwater mussel (*Limnoperna fortunei*) in the Honshu Island of Japan. *Biological Invasions*, 17:743-759

Naylor, R., Burke, M. 2005. Aquaculture and ocean resources: Raising tigers of the sea. *Annual Review of Environment and Resources*, 30:185-218

Nunn, N., Qian, N. 2010. The Columbian Exchange: A history of disease, food, and ideas. *Journal of Economic Perspectives*, 24:163-188

Ogawa, K., Nakatsugawa, T., Yasuzaki, I. M. 2004. Heavy metacercarial infections of cyprinid fishes in Uji River. *Fisheries Science*, 70:132-140

Okamura, B. 1986. Group living and the effects of spatial position in aggregations of *Mytilus edulis*. *Oecologia*, 69:341-347

Olguín, H. F., Puig, A., Loez, C. R., Salibián, A., Topalián, M. L., Castañé, P. M., Rovedatti, M. G. 2004. An integration of water physicochemistry, algal bioassays, phytoplankton, and zooplankton for ecotoxicological assessment in a highly polluted lowland river. *Water, Air, and Soil Pollution*, 155:355-381

Oliveira, M. D., Hamilton, S. K., Jacobi, C. M. 2010a. Forecasting the expansion of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei* in Brazilian and

North American rivers based on its occurrence in the Paraguay River and Pantanal wetland of Brazil. *Aquatic Invasions*, 5:59-73

Oliveira, M. D., Hamilton, S. K., Calheiros, D. F., Jacobi, C. M., Latini, R. O. 2010b. Modeling the potential distribution of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei* in the Upper Paraguay River system using limnological variables. *Brazilian Journal of Biology*, 70:831-840

Oliveira, C. R., Fugli, R., Brancalhão, K. P. 2010c. Fish as potential controllers of invasive mollusks in a neotropical reservoir. *Natureza & Conservação*, 8:140-144

Oliveira, M. D., Calheiros, D. F., Jacobi, C. M., Hamilton, S. K. 2011. Abiotic factors controlling the establishment and abundance of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei*. *Biological Invasions*, 13:717-729

Oliveira, M. D., Campos, M. C. S., Paolucci, E., Mansur, M. C. D., Hamilton, S. K. 2015. Colonization and spread of *Limnoperna fortunei* in South America. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 333-355

Orensanz, J. M., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, G., Darrigran, G., Elías, R., López Gappa, J. J., Obenat, S., Pascual, M., Penchaszadeh, P., Piriz, M. L., Scarabino, F., Spivak, E. D., Vallarino, E. A. 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: A survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions*, 4:115-143

Orion, T. 2015. Beyond the war on invasive species: A permaculture approach to ecosystem restoration. Chelsea Green Publishing, White River Junction (USA), pp. 1-265

Paine, R. T., Levin, S. A. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, 51:145-178

Pantel, J. H., Bohan, D. A., Calcagno, V., David, P., Duyck, P. F., Kamenova, S., Loeuille, N., Mollot, G., Romanuk, T. N., Thebault, E., Tixier, P., Massol, F. 2017. Chapter Six - 14 Questions for Invasion in Ecological

Networks. En: Bohan, D. A., Dumbrell, A. J., Massol, F. (Eds.) Advances in ecological research, Academic Press, Cambridge (UK), pp. 293-340

Parera, A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. Editorial El Ateneo, Buenos Aires (Argentina), pp 1-453

Parker, J. D., Torchin, M. E., Hufbauer, R. A., Lemoine, N. P., Alba, C., Blumenthal, D. M., Bossdorf, O., Byers, J. E., Dunn, A. M., Heckman, R. W., Hejda, M., Jarošík, V., Kanarek, A. R., Martin, L. B., Perkins, S. E., Pyšek, P., Schierenbeck, K., Schlöder, C., van Klinken, R., Vaughn, K. J., Williams, W., Wolfe, L. M. 2013. Do invasive species perform better in their new ranges? Ecology, 94:985-994

Paolucci, E. M., Thuesen, E. V. 2015. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with larval fishes. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel. Springer, Cham (Switzerland), pp. 211-229

Paolucci, E. M., Leites, V., Cataldo, D., Boltovskoy, D. 2017. Veligers of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* in the diet of indigenous fish larvae in a eutrophic subtropical reservoir. Austral Ecology, 42:759-771

Pastorino, G., Darrigran, G., Martín, S. M., Lunaschi, L. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. Neotropica, 39:101-102

Pawlik, J. R. 1988. Larval settlement and metamorphosis of sabellariid polychaetes, with special reference to *Phragmatopoma lapidosa*, a reef-building species, and *Sabellaria floridensis*, a nongregarious species. Bulletin of Marine Science, 43:41-60

Pearce, F. 2015. The new wild. Why invasive species will be nature's salvation. Beacon Press, Boston (USA), pp. 1-272

Pedersen, M. F., Johnsen, K. L., Halle, L. L., Karling, N. D., Salo, T. 2016. Enemy release an unlikely explanation for the invasive potential of the brown alga *Sargassum muticum*: experimental results, literature review and meta-analysis. Marine Biology, 163:197

Penchaszadeh, P. E., Darrigran, G., Angulo, C., Averbuj, A., Brogger, M., Dogliotti, A., 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

Perales, K. M., Hansen, G. J. A., Hein, C. L., Mrnak, J. T., Roth, B. M., Walsh, J. R., Vander Zanden, M. J. 2021. Spatial and temporal patterns in native and invasive crayfishes during a 19-year whole-lake invasive crayfish removal experiment. *Freshwater Biology*, 66:2105-2117

Pereira, D., Mansur, M. C. D., Duarte, L. D. S., Oliveira, A. S., Pimpão, D. M., Callil, C. T., Ituarte, C., Parada, E., Peredo, S., Darrigran, G., Scarabino, F., Clavijo, C., Lara, G., Miyahira, I. C., Rodriguez, M. T. R., Lasso, C. 2014. Bivalve distribution in hydrographic regions in South America: historical overview and conservation. *Hydrobiologia*, 735:15-44

Pereyra, P. J. 2016. Revisiting the use of the invasive species concept: an empirical approach. *Austral Ecology*, 41:519-528

Pereyra, P. J. 2019. Rethinking the native range concept. *Conservation Biology*, 34:373-377

Peters, R. H. 1991. *A Critique for Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge (UK)

Piel, F., Gilbert, M., De Cannière, C., Grégoire, I. C. 2008. Coniferous round wood imports from Russia and Baltic countries to Belgium. A pathway analysis for assessing risks of exotic pest insect introductions. *Diversity and Distributions*, 14:318-328

Pimentel, D. (ed) 2002. *Biological invasions. Economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species*. CRC Press, Boca Raton (USA)

Pintor, L. M., Byers, J. E. 2015. Do native predators benefit from non-native prey? *Ecology Letters*, 18:1174-1180

Pothoven, S. A., Madenjian, C. P. 2008. Changes in consumption by alewives and lake whitefish after dreissenid mussel invasions in Lakes Michigan and Huron. *North American Journal of Fisheries Management*, 28:308-320

Pothoven, S. A., Vanderploeg, H. A. 2022. Variable changes in zooplankton phenology associated with the disappearance of the spring phytoplankton bloom in Lake Michigan. *Freshwater Biology*, 67:365-377

Preston, C. D., Pearman, D. A., Hall, A. R. 2004. Archaeophytes in Britain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 145:257-294

Prior, K. M., Hellmann, J. J. 2013. Does enemy loss cause release? A biogeographical comparison of parasitoid effects on an introduced insect. *Ecology*, 94:1015-1024

Prior, K. M., Powell, T. H. Q., Joseph, A. L., Hellmann, J. J. 2014. Insights from community ecology into the role of enemy release in causing invasion success: the importance of native enemy effects. *Biological Invasions*, 17:1283-1297

Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmanek, M., Webster, G. L., Williamson, M., Kirschner, J. 2004. Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. 53:131-143

Pyšek, P., Richardson, D. M. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? *Biological Invasions*, 97-125

Pyšek, P., Richardson, D. M. 2010. Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual Review and Environmental Resources*, 35:25-55

Rajagopal, S., Jenner, H. A., Venugopalan, V. P. (eds). 2012. Operational and environmental consequences of large industrial cooling water systems. Springer. New York (USA)

Reeders, H. H., Bij de Vaate, A., Nordhuis, R. 1993. Potential of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) for water quality management. En: Nalepa, T. F., Schloesser, D. W. (eds) *Zebra Mussels. Biology, Impacts, and Control*. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida (USA), pp. 439-451

- Rejmanek, M., Richardson, D. M. 1996. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology*, 77:1655-1660
- Ricciardi, A. 1998. Global range expansion of the Asian *muscle* *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): another fouling threat to freshwater systems. *Biofouling*, 13:97-106
- Ricciardi, A., Neves, R. J., Rasmussen, J. B. 1998. Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionoida) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *Journal of Animal Ecology*, 67:613-619
- Ricciardi, A., Mottiar, M. 2006. Does Darwin's naturalization hypothesis explain fish invasions? *Biological Invasions*, 8:1403-1407
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity Distributions*, 6:93-107
- Rojas, M. F., Paggi, J. C., Devercelli, M. 2008. Espectro trófico de *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) en la llanura aluvial del Paraná medio. En: Proceedings of the 4th Argentine Conference on Limnology, San Carlos de Bariloche (Argentina)
- Rosa, D. M., de Sene, A. M., Moreira, M. Z., Pompeu, P. S. 2021. Non-native prey species supporting fish assemblage biomass in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 23:2355-2370
- Roy, J. 1990. In search of the characteristics of plant invaders. En: di Castri, F., Hansen, A. J., Debussche, M. (eds) *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Netherlands), pp. 335-352
- Roy, H. E., Lawson Handley, L-J., Schönrogge, K., Poland, R. L., Purse, B. V. 2011. Can the enemy release hypothesis explain the success of invasive alien predators and parasitoids? *BioControl*, 56:451-468
- Ruiz, G. M., Carlton, J. T. 2003. (eds) *Invasive species: vectors and management strategies*. Island Press. Washington. Covelo. London

Russell, J. C., Blackburn, T. M. 2017. The rise of invasive species denialism. *Trends in Ecology & Evolution*, 32:3-6

Salisbury, E. 1961. *Weeds and aliens*. Collins, London (UK)

Sardiña, P., Cataldo, D., Boltovskoy, D. 2008. The effects of the invasive mussel, *Limnoperna fortunei*, on associated fauna in South American freshwaters: importance of physical structure and food supply. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 173:135-144

Sardiña, P., Cataldo, D., Boltovskoy, D. 2009. Effects of conspecifics on settling juveniles of the invasive golden mussel, *Limnoperna fortunei*. *Aquatic Sciences*, 71:479-486

Sardiña, P., Chaves, E., Marchese, M. 2011. Benthic community responses to invasion by the golden mussel, *Limnoperna fortunei* Dunker: biotic homogenization vs environmental driving forces. *Journal of the North American Benthological Society*, 30:1009-1023

Sax, D. F., Gaines, S. D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, 18:561-566

Scarabino, F. 2004. Conservación de la malacofauna uruguaya. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 8:267-273

Scarabotti, P. A., Lucifora, L. O., Espínola, L. A., Rabuffetti, A. P., Liotta, J., Mantinian, J. E., Roux, J. P., Silva, N., Balboni, L., Vargas, F., Demonte, L. D., Sánchez, S. 2021. Long-term trends of fishery landings and target fish populations in the lower La Plata basin. *Neotropical Ichthyology*, 19:e210013

Schwindt, E. 2008. Especies introducidas. En: Boltovskoy, D. (ed) *Atlas de sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino*, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Argentina, Buenos Aires

Schwindt, E., Lopez Gappa, J., Raffo, M. P., Tatian, M., Bortolus, A., Orensanz, J. M., Alonso, G., Diez, M. E., Doti, B., Genzano, G., Lager, C., Lovrich, G., Piriz, M. L., Mendez, M. M., Savoya, V., Sueiro, M. C. 2014. Marine fouling invasions in ports of Patagonia (Argentina) with implications for legislation and monitoring programs. *Marine Environmental Research*, 99:60-68

Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J., Pysek, P., Van Kleunen, M., Weber, E., Winter, M., Blasius, B. 2015. Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology*, 21:4128-4140

Seebens H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pysek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grapow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jager, H., Kartesz, J., Kenis, M., Kreft, H., Kuhn, I., Lenzner, B., Liebhold, A., Mosena, A., Moser, D., Nishino, M., Pearman, D., Pergl, J., Rabitsch, W., Rojas-Sandoval, J., Roques, A., Rorke, S., Rossinelli, S., Roy, H. E., Scalera, R., Schindler, S., Stajerova, K., Tokarska-Guzik, B., van Kleunen, M., Walker, K., Weigelt, P., Yamanaka, T., Essl, F. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8:1-9

Semarnat. 2005. Informe de la situación del medio ambiente en México. Sistema de Información Ambiental y de Recursos Naturales. PNUD-Semarnat, México

Senawong, C. 1970. Biological studies of a littoral mussel, *Hormomya mutabilis* (Gould) I. Preliminary observations on the moving ability. Publication of the Seto Marine Biological Laboratory, 18:233-242

Shea, K., Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17:170-176

Shields, R., Pyron, M., Minder, M., Etchison, L. 2021. Long-term trends in CPUE and relative weight of six fish species in the Wabash River, USA, prior to and following silver carp invasion. *Hydrobiologia*, 848:4453-4465

Shurin, J. B., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Anderson, K., Blanchette, C. A., Broitman, B., Cooper, S. D., Halpern, B. S. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters*, 5(6):785-791

Shurin, J. B., Gruner, D. S., y Hillebrand, H. 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273:1-9

Silva, I., Naya, D., Teixeira de Mello, F., D'Anatro, A., Tesitore, G., Clavijo, C., González-Bergonzoni, I. 2021. Fish vs. Aliens: Predatory fish regulate the populations of *Limnoperna fortunei* mitigating its impacts over native macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, 848:2281-2301

Simberloff, D. 1981. Community effects of introduced species. En: Nitecki, M. H. (ed) *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time*. Academic Press, New York, (USA), pp. 53-81

Simberloff, D. 1986. Introduced insects: A biogeographic and systematic perspective. En: Mooney, H. A., Drake, J. A. (eds) *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, New York (USA), pp. 3-26

Simberloff, D., Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1:21-32

Simberloff, D. 2003. Confronting introduced species: a form of xenophobia? *Biological Invasions*, 5:179-192

Simberloff, D., Martin, J-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28:58-66

Smit, H., bij de Vaate, A., Reeders, H. H., van Nes, E. H., Noordhuis, R. 1993. Colonization. ecology, and positive aspects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in The Netherlands. En: Nalepa, T. E., Schloesser, D. W. (eds) *Zebra Mussel Biology, Impacts and Control*. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida (USA), pp. 55-77.

Smith, K. F., Behrens, M., Schloegel, L. M., Marano, N., Burgiel, S., Daszak, P. 2009. Reducing the risks of the wildlife trade. *Science*, 324:594-595

Smock, L. A. 1980. Relationships between body size and biomass of aquatic insects. *Freshwater Biology*, 10:375-383

Soulé, M. E. 1992. The social and public health implications of global warming and the onslaught of alien species. *Journal of Wilderness Medicine*, 3:118-127

Spaccesi, F. G., Capitulo, A. R. 2012. Benthic communities on hard substrates covered by *Limnoperna fortunei* Dunker (Bivalvia, Mytilidae) at an estuarine beach (Río de la Plata, Argentina). *Journal of Limnology*, 71:144-153

Spaccesi, F. G. 2013. Abundance, recruitment, and shell growth of the exotic mussel *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata (Argentina). *Zoological Studies*, 52:1-11

Sparre, P., Venema, S. C. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1: Manual. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome

Stachowicz, J. J., Hay, M. E. 1999. Reducing predation through chemically mediated camouflage: Indirect effect of plant defenses on herbivores. *Ecology*, 80:495-509

Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities: Positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *BioScience*, 51:235-246

Stachowicz, J. J., Fried, H., Osman, R. W., Whitlatch, R. B. 2002. Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology*, 83:2575-2590.

Stanczykowska, A. 1977. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 24:461-530

Stewart, T. W., Haynes, J. M. 1994. Benthic macroinvertebrate communities of southwestern Lake Ontario following invasion of *Dreissena*. *Journal of Great Lakes Research*, 20:479-493

Stotz, G. C., Pec, G. J., Cahill, J. F. 2016. Is biotic resistance to invaders dependent upon local environmental conditions or primary productivity? A meta-analysis. *Basic and Applied Ecology*, 17:377-387

Strauss, S. Y., Lau, J. A., Carroll, S. P. 2006. Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecology Letters*, 9:357-374

- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., Pace, M. L. 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 21:645-651
- Strayer, D. L., Malcom, H. M. 2006. Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population. *Freshwater Biology*, 51:117-130
- Strayer, D. L., Cid, N., Malcom, H. M. 2011. Long-term changes in a population of an invasive bivalve and its effects. *Oecologia*, 165:1063-1072
- Strayer, D. L., Malcom, H. M. 2014. Long-term change in the Hudson Rivers bivalve populations. En: Nalepa, T. F., Schloesser, D. W. (eds) *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*, 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, Florida (USA), pp. 71-81
- Strayer, D. L., Solomon, C. T., Findlay, S. E. G., Rosi, E. J. 2019a. Long-term research reveals multiple relationships between the abundance and impacts of a non-native species. *Limnology and Oceanography*, 64:S105-S117
- Strayer, D. L., Adamovich, B. V., Adrian, R., Aldridge, D. C., Balogh, C., Burlakova, L. E., Fried-Petersen, H. B., G.-Tóth, L., Hetherington, A. L., Jones, T. S., Karatayev, A. Y., Madill, J. B., Makarevich, O. A., Marsden, J. E., Martel, A. L., Minchin, D., Nalepa, T. F., Noordhuis, R., Robinson, T. J., Rudstam, L. G., Schwalb, A. N., Smith, D. R., Steinman, A. D., Jeschke, J. M. 2019b. Long-term population dynamics of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *D. rostriformis*): a cross-system analysis. *Ecosphere*, 10:e02701
- Strayer, D. L., Fischer, D. T., Hamilton, S. K., Malcom, H. M., Pace, M. L., Solomon, C. T. 2020. Long-term variability and density dependence in Hudson River *Dreissena* populations. *Freshwater Biology*, 65:474-489
- Sylvester, F. 2006. Biología alimentaria y ecología del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) en el Paraná inferior y Río de la Plata. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires. 176 pp.
- Sylvester, F., Boltovskoy, D., Cataldo, D. 2007a. 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*, 32:403-415

Sylvester, F., Boltovskoy, D., Cataldo, D. 2007b. The invasive bivalve *Limnoperna fortunei* enhances benthic invertebrate densities in South American floodplain rivers. *Hydrobiologia*, 589:15-27

Sylvester, F., MacIsaac, H. J. 2010. Is vessel hull fouling an invasion threat to the Great Lakes? *Diversity and Distributions*, 16:132-143

Sylvester, F., Kalaci, O., Leung, B., Lacoursière-Roussel, A., Murray, C. C., Choi, F. M., Bravo, M. A., Therriault, T. W. and MacIsaac, H. J. 2011. Hull fouling as an invasion vector: can simple models explain a complex problem? *Journal of Applied Ecology*, 48:415-423

Sylvester, F., Sardiña, P. 2015. Relationships of *Limnoperna fortunei* with benthic animals. En: Boltovskoy, D. (ed) *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Springer International Publishing, Cham (Switzerland), pp. 191-210

Tamburri, M. N., Zimmer, R. K., Zimmer, C. A. 2006. Mechanisms reconciling gregarious larval settlement with adult cannibalism. *Ecological Monographs*, 77:255-268

Taylor, J. N., Courtenay Jr, W. R., McCann, J. A. 1984. Known impacts of exotic fishes in the continental United States. En: Courtenay Jr, W. R., Stauffer Jr, J. R. (eds) *Distribution, biology, and management of exotics fishes*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore (USA), pp. 322-327

Terrel, M. M., Fukushima, T., Matsushita, B., Yoshimura, K., Imai, A. 2012. Long-term light environment variability in Lake Biwa and Lake Kasumigaura, Japan: modeling approach. *Limnology*, 13:237-252

Thompson, K. 2014. *Where do camels belong? Why invasive species aren't all bad*. Profile Books, London (UK), pp. 1-262

Tokumon, R., Cataldo, D., Boltovskoy, D. 2015. Effects of suspended inorganic matter on filtration and grazing rates of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytiloidea). *Journal of Molluscan Studies*, 82:201-204

- Tokumon, R., Boltovskoy, D., Cataldo, D. 2018. Effects of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* on sediment properties and accumulation rates. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123:2002-2017
- Toomey, M. B., McCabe, D., Marsden, J. E. 2002. Factors affecting the movement of adult zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Journal of the North American Benthology Society*, 21:468-475
- Torchin, M. E., Lafferty, K. D., Kuris, A. M. 2001. Release from parasites as natural enemies: Increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions*, 3:333-345
- Torchin, M. E., Mitchell, C. E. 2004. Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2:183-190
- Torres, M. V., Williner, V., Giri, F. 2012. Size selective predation on an invasive bivalve, *Limnoperna fortunei* (Mytilidae), by a freshwater crab, *Zilchiopsis collastinensis* (Trichodactylidae). *Journal of Crustacean Biology*, 32:698-710
- Uchida, A. 2011. Occurrence of larvae and adults of the invasive mussel, *Limnoperna fortunei*, in the Yahagi River from 2007 to 2009. *Reports of the Yahagi River Institute*, 15:65-70
- Udvardy, M. D. F. 1969. *Dynamic Zoogeography*. Van Nostrand and Reinhold, New York (USA)
- 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
- Van der Windt, H. J., Swart, J. A. A. 2008. Ecological corridors, connecting science and politics: the case of the Green River in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 45:124-132
- Vermeij, M. J. A., Smith, T. B., Dailer, M. L., Smith, C. M. 2008. Release from native herbivores facilitates the persistence of invasive marine algae: a biogeographical comparison of the relative contribution of nutrients and herbivory to invasion success. *Biological Invasions*, 11:1463-1474-7

Vezzosi, R. I., Eberhardt, A. T., Raimondi, V. B., Gutierrez, M. F., Pautasso, A. A. 2014. Seasonal variation in the diet of *Lontra longicaudis* in the Paraná River basin, Argentina. *Mammalia*, 78:451-463

Vieira, J. P., Lopes, M. N. 2013. Size-selective predation of the catfish *Pimelodus pintado* (Siluriformes: Pimelodidae) on the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). *Zoologia*, 30:43-48

Vigliano, P. H., Darrigran, G. 2002. Argentina's freshwater systems: aliens in wonderland. 11th International Conference on Aquatic Invasive Species, Alexandria (EEUU)

Vilà, M., Gómez, A., Maron, J. L., 2003. Are alien plants more competitive than their native conspecifics? A test using *Hypericum perforatum* L. *Oecologia*, 137:211-215

Vimercati, G., Kumschick, S., Probert, A.F., Volery, L., Bacher, S. 2020. The importance of assessing positive and beneficial impacts of alien species. *NeoBiota*, 62:525-545

Vitousek, P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem process-towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57:7-13

Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L. and West-brooks, R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84:468-478

Vizentin-Bugoni, J., Tarwater, C. E., Foster, J. T., Drake, D. R., Gleditsch, J. M., Hruska, A. M., Kelley, J. P., Sperry, J. H. 2019. Structure, spatial dynamics, and stability of novel seed dispersal mutualistic networks in Hawai'i. *Science*, 364:78-82

Von Holle, B., Delcourt, H. R., Simberloff, D. 2003. The importance of biological inertia in plant community resistance to invasion. *Journal of Vegetation Science*, 14:425-432

Wainman, B. C., Hincks, S. S., Kaushik, N. K., Mackie, G. L. 1996. Biofilm and substrate preference in the dreissenid larvae of Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 53:134-140

Walters, L. J., Wetthey, D. S. 1996. Settlement and early post-settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex surfaces: the importance of refuge dimensions and adult morphology. *Marine Ecology Progress Series*, 137:161-171

Walker, B. H., Steffen, W. 1997. An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystems. *Conservation Ecology*, 2:2

Walz, N. 1973. Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* in Lake Constance. *Archiv fuer Hydrobiologie Supplementband*, 42:452-482

Wang, S., Wang, T.T., Tang, J. P., Wang, L., Yang, Y., Lin, H. J., Chang, H. Y., Zhou, X. A., Li, X., Wang, M. 2018. Longitudinal variation in fish prey utilization, trophic guilds, and indicator species along a large subtropical river, China. *Ecology and evolution*, 8:11467-11483

Ward, J. M., Ricciardi, A. 2007. Impacts of *Dreissena* invasions on benthic macroinvertebrate communities: a meta-analysis. *Diversity and distributions*, 13:155-165

Watzin, M. C., Joppe-Mercure, K., Rowder, J., Lancaster, B., Bronson, L. 2008. Significant fish predation on zebra mussels *Dreissena polymorpha* in Lake Champlain, U.S.A. *Journal of Fish Biology*, 73:1585-1599

Weber, S., Traunspurger, W. 2014. Top-down control of a meiobenthic community by two juvenile freshwater fish species. *Aquatic Ecology*, 48:465-80

Weber, S., Traunspurger, W. 2015. The effects of predation by juvenile fish on the meiobenthic community structure in a natural pond. *Freshwater Biology*, 60:2392-2409

Werner, S., Mörtl, M., Bauer, H. G., Rothhaupt, K. O. 2005. Strong impact of wintering waterbirds on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations at Lake Constance, Germany. *Freshwater Biology*, 50:1412-1426

Williamson, M., Fitter, A. 1996. *Biological Invasions*, Chapman & Hall. The varying success of invaders. *Ecology*, 77:1661-1666

Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didžiulis, V., Hejda, M., Hulme, P.

E., Lambdon, P. W., Pergl, J., Pyšek, P., Roy, D. B., Kühn I. 2009. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of sciences of the United States of America*, 106:21721-21725

Witman, J. D. 1985. Refuges, Biological Disturbance, and Rocky Subtidal Community Structure in New England. *Ecological Monographs*, 55:421-445

Wodzicki, K. 1965. The status of some exotic vertebrates in the ecology of New Zealand. En: Baker, H. G., Stebbins, G. L. (eds) *The genetics of colonizing species*. Academic, New York, New York (USA), pp. 425-458

Woodin, S. A. 1978. Refuges, disturbance and community structure: A marine soft-bottom example. *Ecology*, 59:274-284

Wormington, A., Leach, J. D. 1992. Concentrations of migrant ducks at Point Pelee National Park, Ontario, in response to Zebra Mussels, *Dreissena polymorpha*. *Canadian Field-Naturalist*, 106:376-380

Xia, Z., Barker, J. R., Zhan, A., Haffner, G. D., MacIsaac, H. J. 2021. Golden mussel (*Limnoperna fortunei*) survival during winter at the northern invasion front implies a potential high latitude distribution. *Diversity and Distributions*, 27:1422-1434

Xu, M., Wang, Z., Zhao, N., Pan, B. 2015. Growth, reproduction, and attachment of the golden mussel (*Limnoperna fortunei*) in water diversion projects. *Acta Ecologica Sinica*, 35:70-75

Závorka, L., Buoro, M., Cucherousset, J. 2018. The negative ecological impacts of a globally introduced species decrease with time since introduction. *Global Change Biology*, 24:4428-4437

7. Apéndices

8. Créditos

8.1. Cursos y materias aprobados para la carrera de Doctorado

Planctología (2 puntos)

Ecología y diversidad del fitoplancton y del perifiton de agua dulce (2 puntos)

Introducción a los Modelos Lineales Generalizados: una aproximación aplicada utilizando el *R* (2 puntos)

Morfología funcional de la reproducción y el crecimiento en crustáceos

decápodos: aspectos teóricos y aplicados (3 puntos)

Introducción a la ecología experimental (2 puntos)

Taller de modelos lineales mixtos con Infostat (1 punto)

Contaminación de sistemas acuáticos (3 puntos)

Diversidad Funcional, Morfológica y Ecológica de la Reproducción de

Invertebrados Acuáticos (3 puntos)

Biología de especies invasoras acuáticas (2 puntos)

TOTAL: 20 Puntos

9. Trabajos publicados

9.1. DUCHINI, D., BOLTOVSKOY, D. & SYLVESTER, F. 2015. Detachment, displacement and reattachment activity in a freshwater byssate mussel (*Limnoperna fortunei*): the effects of light, temperature and substratum orientation. *Biofouling*. 31(7): 599-611

Biofouling, 2015

Vol. 31, No. 7, 599–611, <http://dx.doi.org/10.1080/08927014.2015.1080251>



Detachment, displacement and reattachment activity in a freshwater byssate mussel (*Limnoperna fortunei*): the effects of light, temperature and substratum orientation

Daniela Duchini^{a,b,*}, Demetrio Boltovskoy^{a,b} and Francisco Sylvester^{b,c}

^aIEGEB (CONICET-UBA), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina;

^bConsejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Buenos Aires, Argentina; ^cInstituto para el Estudio de la Biodiversidad de Invertebrados (IEBI), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Salta, Argentina

(Received 10 March 2015; accepted 3 August 2015)

The ability of the freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* to voluntarily detach from the substratum, crawl and reattach as a function of illumination, temperature, substratum orientation, and mussel size was investigated. Thirty-two per cent of the 879 experimental animals detached and reattached elsewhere at least once during five- to eight-day experiments. The proportions of mobile mussels were significantly higher in permanent darkness than under permanent illumination. Displacement distances were also higher in darkness, but statistical differences with illuminated individuals were inconclusive. No evidence of circadian rhythms was detected. Mobile mussels were often significantly smaller than non-mobile individuals. It was not possible to detect the effect of water temperature (22°C and 31°C), or substratum orientation (topside and underside) on mussel mobility, but because the power of the statistical tests was low, future experiments are needed to confirm this result. The ability of mussels to voluntarily detach and reattach elsewhere has important implications for biofouling control.

Keywords: *Limnoperna fortunei*; golden mussel; attachment-detachment; byssus; mobility; macrofouling

9.2. DUCHINI, D., BOLTOVSKOY, D., SYLVESTER, F. 2018. The invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in South America: multiannual changes in its predation and effects on associated benthic invertebrates. *Hydrobiologia* 817: 431-446

Hydrobiologia (2018) 817:431–446
<https://doi.org/10.1007/s10750-018-3561-8>



INVASIVE SPECIES II

The invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in South America: multiannual changes in its predation and effects on associated benthic invertebrates

Daniela Duchini · Demetrio Boltovskoy · Francisco Sylvester 

Received: 25 July 2017 / Revised: 15 February 2018 / Accepted: 24 February 2018 / Published online: 8 March 2018
© Springer International Publishing AG, part of Springer Nature 2018

Abstract The invasive golden mussel *Limnoperna fortunei* is known to strongly affect benthic communities in South American freshwaters, but the evolution of these effects after the early invasion stages is poorly understood. Using predator exclusion (covered with 15- and 40-mm meshes) and inclusion (unprotected) substrates, we investigated the interaction between golden mussels and benthic invertebrate communities at different levels of exposure to predators in the Paraná River delta. Colonization of the substrates was largely

dominated by the mussels. Oligochaeta, Nematoda, and Hirudinea were the most abundant accompanying groups, while Rotifera, Tardigrada, Copepoda, Cladocera, Chironomidae, Gastropoda, Hydracarina, Amphipoda, and nauplii appeared sporadically. Regardless of their different trophic modes and functional attributes, the numbers and biomass of associated invertebrates were not only enhanced by protection against predators, but also by the presence of mussel colonies. Enhancement of invertebrate densities associated with mussel colonies was higher on unprotected than protected substrates, suggesting that invertebrate facilitation increases with increasing predation pressure. Comparisons with a similar study carried out a decade earlier suggest that, after two decades of invasion, the reproductive potential of the mussel, the predation pressure on its colonies, and its facilitation effects on other invertebrates have increased in the Paraná River delta.

Guest editors: John E. Havel, Sidinei M. Thomaz, Lee B. Kats, Katya E. Kovalenko & Luciano N. Santos / Aquatic Invasive Species II

Electronic supplementary material The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s10750-018-3561-8>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

D. Duchini · D. Boltovskoy
IFIGRA (CONICET, IIR) Facultad de Ciencias

Keywords Argentina · *Limnoperna fortunei* · Benthic invertebrates · Facilitation · Multiannual

Datos complementarios 1

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (Ind. m⁻²)

Protección: 15 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	79782,9	73394,0	50378,1	228076,2	377340,9	36740,2	45362,2	14465,8	9694,4	2708,9	7041,2	12238,1
1-2	0,0	6290,9	3463,5	4432,5	1668,1	1714,5	600,4	3461,0	2407,3	0,0	2050,0	0,0
2-3	1063,8	0,0	472,3	531,9	690,3	214,3	1334,2	3172,6	1518,0	0,0	289,7	204,6
3-4	0,0	0,0	220,4	3333,2	1150,4	734,8	1501,0	1442,1	1138,5	1020,6	2027,6	1636,7
4-5	1063,8	65,5	283,4	4538,8	1725,6	857,3	1601,0	4326,3	1265,0	1701,1	1448,3	1227,6
5-6	1063,8	0,0	94,5	2801,3	2300,9	734,8	1934,6	3461,0	1771,0	3061,9	2027,6	818,4
6-7		65,5	125,9	2198,5	2013,3	826,7	2368,2	3461,0	3035,9	2041,3	3186,2	3478,1
7-8		65,5	157,4	1418,4	2358,4	765,4	3468,9	2595,8	2656,4	2721,7	3186,2	2659,7
8-9		65,5	157,4	531,9	2185,8	734,8	3835,8	2307,4	2403,4	2381,5	4344,9	2455,1
9-10			63,0	354,6	1811,9	1500,2	4469,5	2595,8	1771,0	1701,1	5503,5	3068,9
10-11				35,5	1524,3	1347,1	5203,3	2307,4	2024,0	4082,6	4344,9	2455,1
11-12				141,8	1179,2	1592,1	5436,8	2018,9	1391,5	1360,9	4924,2	3068,9
12-13				70,9	862,8	1622,7	6170,6	1730,5	2024,0	2721,7	2896,6	1841,3
13-14				106,4	488,9	1714,5	5003,2	1730,5	2656,4	4082,6	2317,3	3887,2
14-15				0,0	258,8	1898,2	3402,2	865,3	2277,0	2721,7	3765,5	2045,9
15-16				35,5	86,3	1867,6	2101,3	2018,9	1897,5	5783,7	2896,6	3682,7
16-17				35,5	57,5	1837,0	1634,4	2884,2	2277,0	5103,2	2606,9	2250,5
17-18					0,0	1592,1	700,4	2595,8	1518,0	3061,9	2027,6	3682,7
18-19					86,3	979,7	400,3	576,8	1897,5	3061,9	1737,9	2455,1
19-20					28,8	459,3	133,4	865,3	1138,5	2721,7	1737,9	1432,1
20-21					0,0	183,7	133,4	1730,5	1265,0	1020,6	1448,3	1227,6
21-22					28,8	0,0	66,7	288,4	632,5	340,2	1158,6	204,6
22-23							33,4	576,8	632,5	340,2	579,3	204,6
23-24							0,0	1442,1	253,0	1020,6	289,7	0,0
24-25							33,4	288,4	253,0	1020,6	0,0	0,0
25-26								576,8	126,5	340,2	289,7	409,2
26-27									253,0	340,2	0,0	0,0
27-28												

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: 40 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	5328,8	9781,9	6558,5	18949,7	114683,7	24498,4	81574,8	9038,6	7182,6	2649,1	3194,0	11863,4
1-2	259,9	679,3	320,8	357,5	390,1	1364,4	737,9	5530,2	1169,8	821,7	0,0	0,0
2-3	65,0	0,0	0,0	643,6	97,5	1303,8	570,2	507,2	1017,9	994,2	366,7	0,0
3-4	0,0	0,0	71,3	1251,4	650,1	1697,9	805,0	2171,4	1139,0	2272,2	2146,9	0,0
4-5	65,0	0,0	0,0	1430,2	1365,3	1546,3	939,2	1842,6	912,1	820,6	1887,5	142,6
5-6		67,9	0,0	1251,4	1722,9	1425,0	1375,2	1825,7	1162,8	1167,7	2723,9	460,9
6-7		0,0	0,0	607,8	1820,4	1000,6	1174,0	1626,9	1691,3	1404,4	1686,3	1173,9
7-8		34,0	35,6	429,0	1787,9	788,3	2113,2	1496,9	878,9	857,4	1167,4	1425,9
8-9		34,0	0,0	107,3	1722,9	818,6	2381,5	1706,8	2325,5	720,6	2889,4	1853,7
9-10		34,0	0,0	35,8	1267,8	849,0	2348,0	2055,9	1691,3	820,6	1297,1	1711,1
10-11			35,6	35,8	715,1	788,3	3052,3	1118,0	2008,4	1094,1	2853,7	2424,1
11-12				35,8	650,1	727,7	2784,0	1597,2	1374,2	1504,4	2464,5	2851,9
12-13				35,8	357,6	849,0	1744,2	1038,2	1797,0	1778,0	2334,8	4420,4
13-14				35,8	195,0	1152,2	1509,4	748,5	1057,0	1230,9	3113,1	2281,5
14-15					32,5	1152,2	1006,3	479,2	2008,4	1094,1	2334,8	3137,1
15-16					32,5	1182,5	771,5	1387,3	2008,4	1230,9	2334,8	3422,2
16-17						1000,6	503,1	1357,6	1057,0	1094,1	3113,1	2566,7
17-18						545,8	335,4	798,6	1057,0	1641,2	1556,5	1853,7
18-19						272,9	100,6	638,9	951,3	1094,1	2075,4	998,2
19-20						151,6	67,1	479,2	422,8	1230,9	1686,3	855,6
20-21						91,0	0,0	319,4	1057,0	820,6	1686,3	855,6
21-22						30,3	33,5	319,4	528,5	1367,7	1297,1	285,2
22-23								399,3	105,7	820,6	389,1	142,6
23-24								79,9	105,7	273,5	648,6	142,6
24-25									105,7	957,4	259,4	0,0
25-26									105,7	410,3	0,0	0,0
26-27										520,7	0,0	175,7
27-28										173,6	0,0	0,0

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: Desprotegido, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	5523,5	245,2	2249,4	4624,4	18576,1	8309,1	11722,4	2527,9	1407,1	880,4	199,1	469,4
1-2			96,4	34,5	0,0	0,0	32,9	964,6	140,7	135,4	1360,8	0,0
2-3			64,3	241,6	69,1	32,5	131,7	299,4	35,2	135,4	166,0	0,0
3-4			64,3	552,2	207,2	64,9	296,4	1097,7	211,1	101,6	531,0	301,7
4-5			0,0	724,7	276,2	162,3	164,6	1330,5	281,4	203,2	365,1	469,4
5-6			32,1	517,7	552,4	129,8	296,4	1064,4	492,5	270,9	398,3	871,7
6-7			0,0	345,1	345,3	292,1	493,9	632,0	668,4	406,3	531,0	603,5
7-8			64,3	103,5	345,3	259,7	428,1	498,9	211,1	474,1	497,9	603,5
8-9			0,0	207,1	69,1	227,2	98,8	266,1	105,5	169,3	564,2	972,3
9-10			0,0	34,5	69,1	129,8	98,8	133,0	0,0	135,4	564,2	435,8
10-11			32,1	0,0	0,0	32,5	0,0	66,5	35,2	304,8	630,6	402,3
11-12						32,5	0,0	33,3	0,0	33,9	365,1	201,2
12-13										33,9	265,5	167,6
13-14											265,5	134,1
14-15											166,0	0,0
15-16											99,6	33,5
16-17												
17-18												
18-19												
19-20												
20-21												
21-22												
22-23												
23-24												
24-25												
25-26												
26-27												
27-28												

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: 15 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	381,4	350,8	240,8	1090,2	1803,7	175,6	216,8	69,1	46,3	12,9	33,7	58,5
1-2	0,0	4907,6	2701,9	3457,8	1301,3	1337,5	468,4	2700,0	1877,9	0,0	1599,2	0,0
2-3	1253,4	0,0	556,5	626,7	813,3	252,5	1572,0	3738,2	1788,6	0,0	341,3	241,1
3-4	0,0	0,0	391,6	5921,9	2043,9	1305,5	2666,7	2562,1	2022,7	1813,3	3602,3	2907,9
4-5	2864,8	176,5	763,1	12223,1	4647,2	2308,6	4311,6	11650,8	3406,6	4581,0	3900,3	3305,8
5-6	4403,0	0,0	391,0	11594,9	9523,5	3041,4	8007,3	14325,6	7330,2	12673,7	8392,4	3387,3
6-7		407,7	783,5	13676,9	12524,5	5142,6	14732,5	21531,3	18886,7	12699,0	19821,7	21637,2
7-8		850,1	2042,3	18399,7	30593,6	9929,3	44999,2	33673,2	34460,2	35307,0	41332,7	34502,3
8-9		950,1	2282,5	7711,5	31690,2	10653,3	55611,4	33452,4	34845,5	34527,4	62992,2	35594,3
9-10			1022,6	5758,1	29423,2	24361,5	72578,6	42151,9	28758,0	27623,1	89368,9	49834,3
10-11				645,3	27739,0	24514,7	94687,8	41988,5	36831,2	74293,4	79066,0	44677,0
11-12				2878,3	23928,8	32307,3	110326,4	40969,5	28236,5	27615,4	99924,0	62275,4
12-13				1610,3	19591,8	36845,9	140113,6	39294,4	45957,3	61801,3	65771,5	41810,4
13-14				2712,9	12469,1	43725,3	127594,2	44132,8	67746,3	104116,7	59096,1	99134,9
14-15				0,0	7380,5	54124,7	97006,1	24671,2	64922,9	77604,7	107367,1	58335,4
15-16				1128,9	2746,8	59456,4	66896,7	64273,6	60406,2	184124,8	92213,3	117238,4
16-17				1269,0	2058,6	65742,5	58490,6	103219,3	81487,2	182633,7	93295,8	80540,9
17-18					0,0	63787,8	28063,9	104002,1	60818,6	122679,2	81237,5	147548,5
18-19					3875,8	44009,3	17979,2	25911,4	85232,9	137540,8	78067,5	110281,9
19-20					1443,8	23054,0	6697,5	43435,2	57150,4	136627,9	87243,0	71892,1
20-21					0,0	10277,4	7464,3	96816,6	70770,8	57101,6	81026,5	68677,2
21-22					1791,1	0,0	4154,3	17961,4	39388,1	21187,0	72153,7	12741,0
22-23							2376,2	41094,6	45058,9	24237,2	41270,8	14575,3
23-24							0,0	116699,4	20473,1	82594,1	23440,0	0,0
24-25							2911,0	25171,6	22079,9	89076,1	0,0	0,0
25-26								41094,6	9011,8	24237,2	20635,4	29150,6
26-27									20473,1	27531,4	0,0	0,0
27-28												

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: 40 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	25,5	46,8	31,3	90,6	548,2	117,1	389,9	43,2	34,3	12,7	15,3	56,7
1-2	202,8	529,9	250,3	278,9	304,3	1064,4	575,7	4314,1	912,6	641,0	0,0	0,0
2-3	76,6	0,0	0,0	758,3	114,9	1536,2	671,9	597,6	1199,3	1171,4	432,1	0,0
3-4	0,0	0,0	126,7	2223,3	1155,1	3016,6	1430,2	3857,8	2023,5	4037,0	3814,3	0,0
4-5	175,0	0,0	0,0	3851,5	3676,7	4164,2	2529,2	4962,3	2456,4	2209,9	5083,0	384,0
5-6		281,2	0,0	5179,6	7131,1	5898,3	5692,2	7556,7	4812,7	4833,3	11274,7	1907,8
6-7		0,0	0,0	3781,3	11324,6	6224,5	7303,4	10121,0	10521,5	8737,1	10490,3	7302,8
7-8		440,6	462,4	5565,8	23192,8	10226,2	27412,6	19418,4	11401,3	11122,3	15143,9	18497,7
8-9		492,4	0,0	1555,1	24978,1	11868,6	34527,2	24744,8	33715,5	10447,6	41891,0	26875,4
9-10		551,5	0,0	580,6	20586,7	13785,8	38127,6	33385,4	27464,0	13325,3	21063,4	27786,2
10-11			648,6	650,6	13014,0	14345,4	55545,4	20345,3	36548,0	19910,5	51929,8	44112,7
11-12				725,5	13192,9	14766,4	56494,6	32410,6	27885,3	30528,6	50011,5	57871,7
12-13				811,9	8119,3	19276,9	39604,9	23573,2	40803,5	40371,4	53015,8	100372,5
13-14				911,8	4974,0	29382,9	38493,7	19087,6	26957,5	31390,9	79391,8	58184,1
14-15					926,9	32851,4	28691,8	13662,1	57265,4	31196,8	66572,7	89447,1
15-16					1034,9	37644,3	24560,0	44166,0	63937,8	39185,8	74329,5	108948,2
16-17						35807,6	18006,1	48585,3	37829,5	39156,3	111410,5	91856,0
17-18						21866,2	13439,0	31995,9	42351,6	65755,5	62364,1	74270,6
18-19						12257,5	4520,1	28697,6	42733,9	49147,5	93225,4	44836,6
19-20						7610,1	3367,6	24052,9	21225,1	61789,5	84648,3	42948,3
20-21						5088,9	0,0	17871,2	59138,2	45909,3	94340,0	47865,6
21-22						1888,2	2088,8	19892,8	32913,9	85170,8	80778,1	17760,0
22-23								28445,9	7530,5	58459,7	27722,3	10158,5
23-24								6462,4	8554,0	22135,0	52483,5	11539,1
24-25									9225,3	83552,7	22641,0	0,0
25-26									7530,5	29229,9	0,0	0,0
26-27										42134,7	0,0	14220,7
27-28										15147,1	0,0	0,0

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: Desprotegido, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	26,4	1,2	10,8	22,1	88,8	39,7	56,0	12,1	6,7	4,2	1,0	2,2
1-2			75,2	26,9	0,0	0,0	25,7	752,5	109,8	105,7	1061,6	0,0
2-3			75,7	284,6	81,4	38,2	155,2	352,7	41,4	159,6	195,5	0,0
3-4			114,2	981,0	368,1	115,3	526,5	1950,2	375,0	180,5	943,5	536,1
4-5			0,0	1951,7	743,9	437,0	443,4	3583,1	757,9	547,1	983,2	1264,0
5-6			133,0	2142,6	2286,6	537,4	1226,6	4405,6	2038,5	1121,3	1648,5	3608,0
6-7			0,0	2146,9	2148,0	1817,3	3072,7	3931,6	4158,0	2527,9	3303,6	3754,3
7-8			833,7	1343,0	4479,1	3368,4	5553,0	6472,4	2738,0	6149,8	6458,3	7828,5
8-9			0,0	3002,0	1001,2	3294,0	1432,2	3857,9	1530,0	2454,7	8180,3	14096,1
9-10			0,0	560,4	1121,4	2108,2	1604,1	2160,5	0,0	2199,5	9162,3	7077,5
10-11			584,8	0,0	0,0	590,6	0,0	1210,6	640,2	5545,9	11475,6	7321,2
11-12						658,6	0,0	675,0	0,0	687,2	7408,6	4082,0
12-13										768,9	6029,1	3806,4
13-14											6771,5	3420,1
14-15											4731,7	0,0
15-16											3169,8	1067,3
16-17												
17-18												
18-19												
19-20												
20-21												
21-22												
22-23												
23-24												
24-25												
25-26												
26-27												
27-28												

Datos complementarios 1 (continuación)

Datos ambientales generales y del muestreo, y resultados de las estimaciones de abundancia en todos los sustratos. SMG: Sin mejillones grandes (>1 mm) presentes. Algunos mejillones pequeños pero >1 mm se encontraron en la zona "sin mejillones grandes" de algunos sustratos como resultado del procedimientos de campo (ver Métodos en el texto).

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
Días bajo el agua	61	109	155	201	246	288	337	382	427	475	517	567
Temperatura agua (°C)	18,5	9,5	16,0	19,5	24,5	28,0	22,3	18,0	14,3	14,5	13,0	21,5
L. fortunei >1 mm, longitud media [SD] (mm)												
Protección: 15 mm	4,0 [1,1]	1,5 [1,1]	4,6 [2,3]	5,4 [2,0]	7,9 [3,1]	12,3 [4,4]	10,6 [3,7]	10,4 [6,4]	11,9 [5,7]	13,5 [5,2]	11,9 [4,9]	12,4 [4,9]
Protección: 40 mm	2,1 [1,1]	3,2[3,1]	2,9 [2,9]	5,0 [1,9]	7,5 [2,5]	9,5 [5,1]	9,9 [3,5]	9,6 [5,3]	11,2 [5,4]	12,9 [6,9]	12,4 [5,6]	13,3 [3,9]
Protección: desprotegido	SMG	SMG	4,3 [2,5]	5,1 [1,6]	5,8 [1,6]	7,2 [1,8]	5,8 [1,8]	5,4 [1,8]	5,7 [1,6]	6,6 [2,8]	8,5 [3,2]	7,7 [2,6]
Proporción del sustrato colonizado por mejillones grandes (>1 mm)												
Protección: 15 mm	0,0	0,0	0,0	31,6	53,4	100,0	100,1	100,2	100,3	100,4	100,5	100,6
Protección: 40 mm	0,0	0,0	0,0	8,6	32,4	50,1	59,5	76,4	83,8	91,0	93,1	94,7
Protección: desprotegido	0,0	0,0	0,0	4,9	5,2	4,4	7,6	12,0	9,3	8,6	13,0	12,7

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SD: sin datos

SERIE 2 (NOVIEMBRE 2012- JUNIO 2014)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013	05/12/2013	15/01/2014	28/02/2014	15/04/2014	04/06/2014
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: 15 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	SD	64278,5	7194,4	10717,3	5086,6	605,3	8907,8	65092,7	27046,0	18852,0	18381,2	SD
1-2	3291,6	5883,6	1556,5	4426,4	1748,5	605,3	177,1	37,3	1204,5	1112,4	912,7	0,0
2-3	2459,2	3583,8	1433,0	3834,6	1265,4	1682,8	192,3	0,0	262,1	4141,3	912,7	0,0
3-4	643,2	3622,1	2093,9	4915,6	1432,6	897,9	738,9	440,2	1181,2	4708,4	1199,9	404,0
4-5	567,5	2089,0	3110,0	2357,3	1606,2	2155,1	1923,3	660,3	710,0	5038,2	3612,4	440,9
5-6	605,3	2433,9	3273,7	3536,0	2562,0	1795,9	1923,3	992,3	258,8	5658,9	3749,6	1322,6
6-7	151,3	1629,0	2782,7	4209,5	1957,6	2873,4	2307,9	1361,7	298,6	2008,0	3749,6	1285,7
7-8	75,7	2529,7	3764,8	2862,5	2482,5	3591,8	2692,6	2312,9	36,5	857,9	3749,6	1487,7
8-9		2491,4	3601,1	3536,0	1924,1	2693,8	4808,2	2238,3	524,2	1186,5	4949,5	2699,7
9-10		1916,5	4419,5	3030,8	2601,7	2873,4	2692,6	2238,3	487,7	1022,2	3449,7	3948,6
10-11		1533,2	5401,7	5724,9	3438,3	3591,8	3654,2	4991,3	487,7	365,0	2099,8	5931,7
11-12		1054,1	4255,8	5556,6	3478,0	4310,2	6154,5	3558,8	1466,4	164,3	2549,8	2626,0
12-13		1533,2	5074,3	5724,9	1227,7	4310,2	4423,5	5062,1	789,6	657,2	2399,8	4242,0
13-14		958,2	5238,0	5893,3	1951,3	5567,3	4038,9	3961,7	2066,9	1807,2	1199,9	3030,0
14-15		479,1	3437,4	3199,2	1951,3	4130,6	4808,2	5722,4	2256,0	2957,3	1499,9	2828,0
15-16		191,6	2782,7	3872,8	1798,6	3951,0	4038,9	3961,7	1692,0	3614,4	1649,8	3434,0
16-17		95,8	491,1	2525,7	1526,7	2334,7	3846,6	3521,5	2143,2	2957,3	1349,9	2828,0
17-18		95,8	491,1	2357,3	1984,7	2514,3	1731,0	2421,0	2143,2	2300,1	1649,8	2222,0
18-19			491,1	505,1	1221,4	897,9	1538,6	1760,7	1917,6	1971,5	1199,9	2020,0
19-20				505,1	458,0	897,9	961,6	1100,5	1015,2	2135,8	599,9	1414,0
20-21				505,1	763,4	538,8	577,0	1540,7	1128,0	1478,6	599,9	808,0
21-22				168,4	305,3	179,6	769,3	1540,7	338,4	1478,6	450,0	808,0
22-23					0,0	0,0	384,7	220,1	676,8	328,6	899,9	202,0
23-24					305,3	0,0	0,0	0,0	0,0	328,6	450,0	0,0
24-25								0,0	338,4	164,3	150,0	202,0
25-26								0,0	225,6	164,3	0,0	0,0
26-27								0,0	112,8	0,0	0,0	0,0
27-28								220,1	0,0	0,0	0,0	0,0
28-29												
29-30												

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SD: sin datos

SERIE 2 (NOVIEMBRE 2012- JUNIO 2014)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013	05/12/2013	15/01/2014	28/02/2014	15/04/2014	04/06/2014
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: 40 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	SD	30192,3	10975,5	7086,3	4539,8	1136,3	11407,6	56208,2	20197,4	30463,7	2968,6	SD
1-2	39014,7	1179,2	0,0	794,0	0,0	162,3	1000,0	0,0	4998,9	1426,9	296,9	306,2
2-3	3271,2	1601,8	467,2	950,6	38,8	554,3	0,0	231,9	284,6	1458,6	539,2	234,4
3-4	4108,9	1052,4	1152,3	2291,3	1313,9	607,7	157,3	0,0	701,2	3125,6	969,4	234,4
4-5	4787,1	2047,1	4618,9	3923,3	1336,1	593,9	157,3	231,9	569,3	3333,9	1211,8	468,7
5-6	3311,1	2477,1	851,3	3481,7	1119,9	593,9	786,6	463,7	284,6	5209,3	2181,2	937,4
6-7	2433,4	3974,9	1069,1	4996,2	1768,6	1187,7	666,3	927,4	0,0	2917,2	3877,7	3046,6
7-8	518,6	2968,7	2138,2	2950,7	1297,3	1336,2	980,9	2318,6	427,0	2292,1	5089,5	2577,9
8-9	319,1	2749,8	1152,3	1721,3	2162,2	1633,1	1138,2	2550,5	853,9	1250,2	7028,3	6796,2
9-10		2634,5	2781,7	4180,2	3027,1	2672,4	1415,8	3941,6	427,0	416,7	4604,7	4452,7
10-11		1317,3	1027,5	3688,4	2378,4	3711,7	1573,2	4869,1	711,6	1041,9	5816,5	4452,7
11-12		568,4	5480,2	3688,4	2378,4	3414,7	2045,1	3477,9	853,9	833,5	1938,8	4687,0
12-13		0,0	6248,4	3481,7	2417,2	3860,2	2045,1	6955,8	1138,5	1667,0	969,4	3046,6
13-14		0,0	1712,6	3196,6	3243,3	3860,2	2359,7	6724,0	2419,4	1667,0	1211,8	937,4
14-15		0,0	1027,5	1967,1	1946,0	3711,7	1730,5	6260,2	1707,8	1250,2	969,4	1874,8
15-16		0,0	1027,5	737,7	1946,0	4008,6	2517,0	6955,8	2704,1	2083,7	1938,8	2343,5
16-17		284,2	342,5	1475,4	1513,5	3117,8	2202,4	3477,9	2419,4	2083,7	727,1	4218,3
17-18				245,9	432,4	1930,1	3775,6	2318,6	1850,1	2292,1	1696,5	2343,5
18-19					432,4	1930,1	2359,7	4637,2	1138,5	208,4	727,1	2343,5
19-20					864,9	1781,6	1415,8	1854,9	1707,8	3125,6	1454,1	1874,8
20-21					216,2	593,9	943,9	1159,3	1138,5	2917,2	2665,9	2343,5
21-22					216,2	890,8	786,6	695,6	1280,9	1875,3	1211,8	1640,5
22-23					216,2	148,5	786,6	0,0	1138,5	1875,3	727,1	1406,1
23-24						0,0	471,9	0,0	1138,5	416,7	1211,8	234,4
24-25						148,5	314,6	0,0	1138,5	625,1	484,7	468,7
25-26									284,6	0,0	1211,8	234,4
26-27									0,0	208,4	242,4	0,0
27-28									142,3	208,4	242,4	234,4
28-29									284,6	0,0	0,0	0,0
29-30									142,3	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SD: sin datos

SERIE 2 (NOVIEMBRE 2012- JUNIO 2014)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013	05/12/2013	15/01/2014	28/02/2014	15/04/2014	04/06/2014
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: Desprotegido, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	SD	4368,3	3373,2	74,9	576,1	75,8	2144,3	30620,7	3474,0	9800,7	3813,4	SD
1-2	2729,2	393,5	4032,4	599,3	268,9	227,5	0,0	152,2	5097,7	1707,7	79,4	37,6
2-3	2323,5	354,2	542,8	561,8	614,5	151,7	75,2	0,0	1397,1	2450,2	269,9	450,2
3-4	848,3	551,0	814,2	636,8	691,4	379,2	188,1	0,0	604,2	2932,8	1619,2	0,0
4-5	368,8	472,2	581,6	599,3	499,3	568,9	338,6	114,2	377,6	2413,1	2968,6	524,4
5-6	73,8	432,9	465,3	749,1	499,3	455,1	301,0	190,3	226,6	1410,7	2968,6	917,7
6-7	110,6	511,6	581,6	486,9	268,9	151,7	714,8	570,9	75,5	1299,3	8635,9	1704,3
7-8	36,9	196,8	387,7	337,1	653,0	341,3	526,7	761,2	113,3	779,6	8096,1	1835,4
8-9		275,5	116,3	299,7	268,9	303,4	263,3	647,1	113,3	519,7	8096,1	3539,8
9-10		0,0	155,1	412,0	384,1	265,5	112,9	685,1	113,3	222,7	2428,8	3408,7
10-11		39,4	0,0	74,9	307,3	189,6	225,7	951,5	188,8	371,2	2159,0	3933,1
11-12			38,8	37,5	115,2	227,5	112,9	685,1	188,8	148,5	269,9	3802,0
12-13				0,0	115,2	37,9	188,1	532,9	151,0	482,6	539,7	3539,8
13-14				74,9	38,4	75,8	150,5	418,7	226,6	408,4	269,9	1311,0
14-15				37,5	0,0	0,0	0,0	685,1	151,0	259,9	539,7	1179,9
15-16								418,7	188,8	631,1	1349,4	1442,1
16-17								228,4	37,8	519,7	1349,4	655,5
17-18								228,4	0,0	148,5	269,9	131,1
18-19								152,2	37,8	482,6	0,0	786,6
19-20								228,4	0,0	334,1	269,9	262,2
20-21										222,7	539,7	655,5
21-22										148,5	269,9	131,1
22-23										74,2	0,0	0,0
23-24											269,9	0,0
24-25												262,2
25-26												131,1
26-27												
27-28												
28-29												
29-30												

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SD: sin datos

SERIE 2 (NOVIEMBRE 2012- JUNIO 2014)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013	05/12/2013	15/01/2014	28/02/2014	15/04/2014	04/06/2014
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m²)

Protección: 15 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	SD	307,3	34,4	51,2	24,3	2,9	42,6	311,1	129,3	90,1	87,9	SD
1-2	746,0	1333,4	352,8	1003,2	396,3	137,2	40,1	8,5	273,0	252,1	206,8	0,0
2-3	825,5	1203,0	481,0	1287,2	424,7	564,9	64,6	0,0	88,0	1390,1	306,4	0,0
3-4	331,4	1866,6	1079,1	2533,1	738,3	462,7	380,8	226,8	608,7	2426,3	618,3	208,2
4-5	441,4	1624,6	2418,7	1833,3	1249,2	1676,0	1495,8	513,5	552,2	3918,2	2809,4	342,9
5-6	714,7	2873,7	3865,3	4175,0	3024,9	2120,4	2270,8	1171,7	305,6	6681,4	4427,2	1561,5
6-7	272,2	2930,1	5005,2	7571,6	3521,1	5168,4	4151,3	2449,3	537,1	3611,7	6744,5	2312,6
7-8	201,9	6749,3	10044,4	7637,0	6623,3	9582,9	7183,8	6170,8	97,4	2288,9	10004,0	3969,2
8-9		10259,7	14829,3	14561,2	7923,5	11093,3	19800,2	9217,1	2158,6	4886,0	20382,2	11117,4
9-10		11884,5	27406,7	18795,1	16133,9	17818,9	16697,4	13880,0	3024,3	6339,0	21392,3	24486,0
10-11		19933,2	70227,9	74431,0	44701,7	46697,6	47509,4	64893,5	6340,6	4746,1	27299,9	77119,2
11-12		15341,6	61943,0	80874,5	50621,8	62733,4	89577,4	51797,9	21342,9	2391,2	37111,2	38220,9
12-13		24857,9	82270,9	92820,2	19904,5	69881,9	71720,3	82074,2	12801,9	10654,9	38908,3	68776,9
13-14		17526,4	95803,7	107790,2	35689,6	101827,0	73872,3	72460,1	37803,7	33054,4	21946,2	55419,4
14-15		9782,0	70180,6	65317,6	39838,8	84332,4	98167,4	116832,9	46059,4	60377,4	30622,1	57738,3
15-16		4348,5	63138,7	87872,6	40810,6	89647,5	91642,2	89890,5	38391,0	82011,3	37434,9	77917,3
16-17		2446,5	12537,5	64485,4	38979,8	59607,9	98209,0	89909,5	54718,8	75503,7	34464,5	72203,4
17-18		2738,3	14032,9	67364,8	56717,6	71849,4	49465,0	69185,2	61245,0	65729,2	47147,2	63497,6
18-19			15674,3	16123,7	38985,6	28661,9	49111,7	56201,8	61207,7	62929,1	38299,5	64476,9
19-20				18131,7	16440,2	32231,3	34517,4	39500,5	36439,5	76663,0	21534,5	50754,5
20-21				20362,0	30770,7	21717,5	23257,9	62102,9	45468,5	59602,8	24183,4	32570,0
21-22				7539,0	13671,5	8040,9	34445,1	68981,0	15151,3	66204,0	20146,3	36177,3
22-23					0,0	0,0	19191,1	10980,8	33766,3	16393,6	44898,3	10078,1
23-24					16945,2	0,0	0,0	0,0	0,0	18234,9	24970,5	0,0
24-25								0,0	21239,3	10311,7	9413,8	12678,4
25-26								0,0	16343,3	11902,0	0,0	0,0
26-27								0,0	8827,7	0,0	0,0	0,0
27-28								19720,6	0,0	0,0	0,0	0,0
28-29												
29-30												

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SD: sin datos

SERIE 2 (NOVIEMBRE 2012- JUNIO 2014)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013	05/12/2013	15/01/2014	28/02/2014	15/04/2014	04/06/2014
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: 40 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	SD	144,3	52,5	33,9	21,7	5,4	54,5	268,7	96,5	145,6	14,2	SD
1-2	8842,2	267,3	0,0	180,0	0,0	36,8	226,6	0,0	1132,9	323,4	67,3	69,4
2-3	1098,0	537,7	156,8	319,1	13,0	186,1	0,0	77,8	95,5	489,6	181,0	78,7
3-4	2117,4	542,4	593,8	1180,8	677,1	313,2	81,1	0,0	361,4	1610,7	499,6	120,8
4-5	3723,0	1592,1	3592,2	3051,2	1039,1	461,9	122,3	180,3	442,7	2592,8	942,4	364,5
5-6	3909,4	2924,8	1005,2	4110,8	1322,3	701,2	928,7	547,5	336,1	6150,6	2575,3	1106,8
6-7	4377,0	7149,7	1923,0	8986,6	3181,1	2136,4	1198,5	1668,2	0,0	5247,1	6974,7	5479,8
7-8	1383,6	7920,5	5704,7	7872,5	3461,2	3565,0	2617,1	6186,0	1139,1	6115,2	13578,6	6877,7
8-9	1314,2	11323,6	4745,0	7088,1	8903,9	6725,3	4687,3	10502,8	3516,4	5148,4	28942,5	27986,7
9-10		16337,5	17249,8	25922,4	18771,7	16572,3	8780,0	24443,0	2647,7	2584,3	28555,2	27612,2
10-11		17126,1	13359,2	47953,6	30922,2	48256,3	20452,9	63303,7	9251,6	13545,3	75621,6	57890,1
11-12		8272,7	79763,0	53684,0	34617,3	49701,0	29766,0	50620,2	12428,5	12131,1	28219,4	68218,7
12-13		0,0	101306,5	56449,3	39191,1	62585,9	33157,8	112776,8	18459,7	27027,0	15717,5	49395,0
13-14		0,0	31323,1	58466,9	59320,6	70603,1	43160,0	122982,8	44251,7	30489,1	22163,7	17145,4
14-15		0,0	20978,8	40162,6	39730,3	75780,2	35330,4	127813,0	34868,1	25525,3	19792,3	38277,4
15-16		0,0	23314,7	16738,0	44154,1	90955,5	57111,7	157827,2	61354,9	47279,1	43992,2	53174,3
16-17		7255,9	8744,9	37668,4	38643,1	79602,9	56231,2	88796,7	61771,7	53200,3	18563,1	107700,7
17-18				7026,8	12357,7	55155,3	107893,5	66258,2	52871,1	65500,0	48480,0	66970,0
18-19					13803,1	61606,6	75320,8	148016,3	36341,7	6651,0	23207,4	74803,2
19-20					31044,2	63949,6	50820,5	66579,7	61301,1	112189,5	52194,9	67295,0
20-21					8715,7	23938,5	38047,7	46730,8	45894,3	117590,0	107461,1	94465,7
21-22					9681,0	39884,7	35218,1	31143,9	57349,4	83965,8	54255,8	73449,7
22-23					10787,6	7407,3	39243,6	0,0	56804,2	93563,5	36274,5	70153,1
23-24						0,0	26190,7	0,0	63184,0	23127,1	67247,6	13005,4
24-25						9318,5	19747,6	0,0	71460,5	39234,8	30422,6	29417,9
25-26									20620,4	0,0	87786,2	16977,4
26-27									0,0	16307,2	18966,9	0,0
27-28									12751,9	18670,2	21715,3	20998,1
28-29									28387,8	0,0	0,0	0,0
29-30									14983,5	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 1 (continuación)

Densidad y biomasa correspondiente a cada talla de mejillón y a las fechas de muestreo de las Series 1 y 2.

SD: sin datos

SERIE 2 (NOVIEMBRE 2012- JUNIO 2014)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013	05/12/2013	15/01/2014	28/02/2014	15/04/2014	04/06/2014
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: Desprotegido, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

≤ 1	SD	20,9	16,1	0,4	2,8	0,4	10,2	146,4	16,6	46,8	18,2	SD
1-2	618,5	89,2	913,9	135,8	60,9	51,6	0,0	34,5	1155,3	387,0	18,0	8,5
2-3	779,9	118,9	182,2	188,6	206,3	50,9	25,3	0,0	469,0	822,5	90,6	151,1
3-4	437,1	283,9	419,6	328,1	356,3	195,4	96,9	0,0	311,3	1511,3	834,4	0,0
4-5	286,8	367,3	452,3	466,1	388,3	442,4	263,3	88,8	293,7	1876,7	2308,7	407,8
5-6	87,1	511,1	549,4	884,5	589,5	537,3	355,3	224,7	267,5	1665,6	3505,0	1083,6
6-7	199,0	920,2	1046,1	875,8	483,6	272,9	1285,6	1026,9	135,8	2337,1	15533,3	3065,6
7-8	98,4	525,0	1034,5	899,4	1742,1	910,6	1405,1	2031,0	302,2	2080,0	21600,3	4896,9
8-9		1134,4	479,0	1234,0	1107,2	1249,4	1084,4	2664,6	466,5	2140,3	33339,9	14576,9
9-10		0,0	961,8	2555,0	2381,8	1646,3	699,9	4248,6	702,5	1381,3	15061,9	21138,2
10-11		511,6	0,0	974,0	3994,9	2465,3	2934,6	12371,2	2454,7	4826,5	28069,2	51135,1
11-12			564,3	545,2	1677,1	3311,9	1642,6	9971,7	2748,0	2161,3	3927,9	55337,4
12-13				0,0	1868,2	614,9	3049,7	8639,5	2448,9	7824,7	8751,0	57391,8
13-14				1370,2	702,5	1387,3	2752,3	7657,8	4143,9	7469,1	4936,0	23979,2
14-15				764,7	0,0	0,0	0,0	13987,7	3083,8	5305,6	11019,7	24090,3
15-16								9499,8	4283,9	14319,8	30616,8	32722,1
16-17								5830,7	964,1	13269,7	34451,3	16736,4
17-18								6526,1	0,0	4243,5	7712,0	3746,5
18-19								4859,6	1205,3	15404,6	0,0	25108,4
19-20								8197,2	0,0	11992,8	9686,8	9411,7
20-21										8978,7	21756,7	26423,6
21-22										6648,7	12083,2	5870,0
22-23										3704,4	0,0	0,0
23-24											14976,5	0,0
24-25												16457,3
25-26												9497,7
26-27												
27-28												
28-29												
29-30												

Datos complementarios 1 (continuación)

Datos ambientales generales y del muestreo, y resultados de las estimaciones de abundancia en todos los sustratos.
SD: sin datos.

SERIE 2 (NOVIEMBRE 2012- JUNIO 2014)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013	05/12/2013	15/01/2014	28/02/2014	15/04/2014	04/06/2014
Días bajo el agua	67	116	161	206	254	296	346	395	436	480	526	576
Temperatura agua (°C)	28,0	22,3	18,0	14,3	14,5	13,0	21,5	23,0	27,8	20,5	17,0	14,0
L. fortunei >1 mm, longitud media [SD] (mm)												
Protección: 15 mm	2,7 [1,4]	5,2 [3,9]	8,9 [4,5]	8,3 [5,3]	8,9 [5,6]	10,5 [5,0]	11,6 [4,6]	12,8 [4,3]	12,1 [6,8]	8,7 [6,6]	9,4 [5,4]	12,5 [4,2]
Protección: 40 mm	2,4 [1,7]	5,6 [2,9]	9,0 [3,7]	7,9 [4,3]	10,9 [4,5]	12, [4,7]	13,0 [6,0]	13,5 [3,6]	9,9 [9,4]	10,8 [7,3]	11,4 [6,2]	12,7 [5,4]
Protección: desprotegido	2,4 [1,1]	4,8 [2,1]	4,7 [2,2]	5,4 [2,9]	6,0 [3,0]	6,5 [3,1]	7,5 [2,8]	11,1 [3,8]	5,4 [4,6]	7,0 [5,4]	8,4 [3,8]	11,0 [4,1]
Proporción del sustrato colonizado por mejillones grandes (>1 mm)												
Protección: 15 mm	20,1	75,0	100,0	100,0	90,4	100,0	100,0	91,4	88,8	60,0	100,0	73,5
Protección: 40 mm	15,3	41,7	72,1	82,9	79,2	100,0	96,9	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Protección: desprotegido	1,0	7,3	4,6	6,6	9,3	6,3	5,6	23,4	11,8	30,0	51,3	48,6

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: 15 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

L. fortunei >1 mm	7793,8	32120,1	53698,3	69247,4	37990,7	52393,6	54383,3	49864,6	23761,1	48606,8	45034,0	44184,7
L. fortunei <1 mm	SD	64278,5	7194,4	10717,3	5086,6	605,3	8907,8	65092,7	27046,0	18852,0	18381,2	SD

Protección: 40 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

L. fortunei >1 mm	57764,2	22855,5	31097,2	43770,4	30265,1	42449,8	31630,3	60051,8	31886,7	45809,7	51245,9	53738,3
L. fortunei <1 mm	SD	30192,3	10975,5	7086,3	4539,8	1136,3	11407,6	56208,2	20197,4	30463,7	2968,6	SD

Protección: Desprotegido, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

L. fortunei >1 mm	6491,0	3227,0	7715,8	4906,8	4724,3	3375,3	3197,6	7650,4	9289,1	17968,0	43258,8	30641,6
L. fortunei <1 mm	SD	4368,3	3373,2	74,9	576,1	75,8	2144,3	30620,7	3474,0	9800,7	3813,4	SD

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: 15 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

L. fortunei >1 mm	3533,1	137699,4	551291,9	762509,6	484112,7	725853,5	832770,9	928169,2	524791,5	688503,3	525271,9	761626,0
L. fortunei <1 mm	SD	307,3	34,4	51,2	24,3	2,9	42,6	311,1	129,3	90,1	87,9	SD

Protección: 40 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

L. fortunei >1 mm	26764,9	81250,0	313760,7	376861,1	410337,4	769443,5	686334,1	1126455,1	774007,8	816258,5	854398,8	989033,7
L. fortunei <1 mm	SD	144,3	52,5	33,9	21,7	5,4	54,5	268,7	96,5	145,6	14,2	SD

Protección: Desprotegido, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

L. fortunei >1 mm	2506,9	4461,6	6603,0	11221,4	15558,8	13136,3	15595,0	97860,4	25436,4	120351,1	280279,3	403236,1
L. fortunei <1 mm	SD	20,9	16,1	0,4	2,8	0,4	10,2	146,4	16,6	46,8	18,2	SD

Datos complementarios 2

Resultados de las estimaciones de abundancia de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1. SEC: Sustrato entero colonizado por mejillones adultos; SMG: Sin mejillones grandes (>1 mm) presentes. Algunos mejillones pequeños pero >1 mm se encontraron en la zona "sin mejillones grandes" de algunos sustratos como resultado del procedimientos de campo (ver Métodos en el texto).

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: 15 mm, área colonizada por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	SMG	SMG	SMG	32987,5	36502,0	23176,9	51566,1	49319,9	40483,0	53754,1	57084,8	44396,4
<i>L. fortunei</i> <1 mm	SMG	SMG	SMG	89762,0	130933,5	36740,2	45362,2	14465,8	9694,4	2708,9	7041,2	12238,1
Oligochaeta	SMG	SMG	SMG	147209,6	74942,2	2939,2	7776,4	44186,6	64629,2	46954,7	98577,0	91785,9
Nematoda	SMG	SMG	SMG	107714,4	45654,5	20574,5	11954,3	15517,9	63552,0	49663,6	131436,0	76488,2
Hirudinea	SMG	SMG	SMG	0,0	1722,8	489,9	1067,3	2054,8	1077,2	4514,9	1760,3	0,0
Rotifera	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	734,8	0,0	263,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Copepoda	SMG	SMG	SMG	3590,5	0,0	489,9	0,0	0,0	0,0	1805,9	0,0	0,0
Chironomidae	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	979,7	0,0	0,0	2154,3	0,0	0,0	0,0
Tardigrada	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	263,0	0,0	903,0	0,0	1529,8
Gastropoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1529,8
Amphipoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3520,6	0,0
Nauplii	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Protección: 15 mm, área sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	3191,3	6553,0	5037,8	14827,4	2161,1	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
<i>L. fortunei</i> <1 mm	79782,9	73394,0	50378,1	291985,3	659944,1	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Oligochaeta	42019,0	38444,5	110831,9	66360,3	217346,9	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Nematoda	15424,7	95062,7	177331,0	121660,6	112625,2	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Rotifera	3124,8	17474,8	3022,7	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Copepoda	265,9	2097,0	1007,6	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Chironomidae	199,5	0,0	1007,6	0,0	1975,9	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Tardigrada	0,0	1398,0	5037,8	1106,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Cladocera	66,5	349,5	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Amphipoda	66,5	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Hydracarina	66,5	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de abundancia de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: 15 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

<i>L. fortunei</i> >1 mm	3191,3	6553,0	5037,8	20566,6	20506,4	23176,9	51566,1	49319,9	40483,0	53754,1	57084,8	44396,4
<i>L. fortunei</i> <1 mm	79782,9	73394,0	50378,1	228076,2	377340,9	36740,2	45362,2	14465,8	9694,4	2708,9	7041,2	12238,1
Oligochaeta	42019,0	38444,5	110831,9	91911,3	141272,8	2939,2	7776,4	44186,6	64629,2	46954,7	98577,0	91785,9
Nematoda	15424,7	95062,7	177331,0	117253,1	76848,7	20574,5	11954,3	15517,9	63552,0	49663,6	131436,0	76488,2
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	920,3	489,9	1067,3	2054,8	1077,2	4514,9	1760,3	0,0
Rotifera	3124,8	17474,8	3022,7	0,0	0,0	734,8	0,0	263,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Copepoda	265,9	2097,0	1007,6	1134,7	0,0	489,9	0,0	0,0	0,0	1805,9	0,0	0,0
Chironomidae	199,5	0,0	1007,6	0,0	920,3	979,7	0,0	0,0	2154,3	0,0	0,0	0,0
Tardigrada	0,0	1398,0	5037,8	756,5	0,0	0,0	0,0	263,0	0,0	903,0	0,0	1529,8
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	66,5	349,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1529,8
Amphipoda	66,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3520,6	0,0
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	66,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de abundancia de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1. SMG: Sin mejillones grandes (>1 mm) presentes. Algunos mejillones pequeños pero >1 mm se encontraron en la zona "sin mejillones grandes" de algunos sustratos como resultado del procedimientos de campo (ver Métodos en el texto).

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: 40 mm, área colonizada por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	SMG	SMG	SMG	65664,8	39025,7	36522,7	37191,9	34071,7	32442,3	30334,7	45150,0	34938,7
<i>L. fortunei</i> <1 mm	SMG	SMG	SMG	196163,2	229539,6	32410,9	102784,8	8868,0	6352,1	2588,9	3277,8	12319,3
Oligochaeta	SMG	SMG	SMG	176214,4	56983,6	22897,2	5860,5	23233,1	37477,4	50914,8	44249,7	190389,1
Nematoda	SMG	SMG	SMG	86444,8	8427,2	12819,2	23442,1	36094,3	64791,5	44011,1	102020,2	50397,1
Hirudinea	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	2418,7	901,6	1711,4	1270,4	0,0	5736,1	7559,6
Rotifera	SMG	SMG	SMG	1662,4	0,0	2418,7	1352,4	155,6	0,0	0,0	0,0	4199,8
Copepoda	SMG	SMG	SMG	1662,4	200,6	241,9	450,8	311,2	0,0	0,0	819,4	3919,8
Chironomidae	SMG	SMG	SMG	0,0	401,3	3144,3	0,0	0,0	0,0	863,0	0,0	280,0
Tardigrada	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	155,6	0,0	0,0	0,0	1119,9
Gastropoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	241,9	0,0	466,7	0,0	0,0	460,9	0,0
Cladocera	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1679,9
Amphipoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	280,0
Nauplii	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	560,0
Hydracarina	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Protección: 40 mm, área sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	389,9	849,1	463,4	665,0	240,4	851,4	5469,3	14767,0	3480,6	6915,3	4134,8	1870,4
<i>L. fortunei</i> <1 mm	5328,8	9781,9	6558,5	2268,9	59629,5	16540,9	50384,0	9592,3	11465,5	3254,3	2067,4	3740,9
Oligochaeta	2274,5	9238,5	29085,7	4068,4	1442,6	3527,1	1988,8	1514,6	30711,1	38237,8	17055,9	4364,4
Nematoda	584,9	5760,5	12166,6	1408,3	2115,9	973,0	1988,8	5048,6	43405,1	17085,0	16539,0	3740,9
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	121,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Rotifera	779,8	31519,5	9505,1	0,0	0,0	243,2	0,0	252,4	819,0	4067,9	10336,9	1247,0
Copepoda	0,0	543,4	285,2	0,0	192,4	243,2	0,0	252,4	0,0	1627,1	1033,7	0,0
Chironomidae	195,0	108,7	142,6	0,0	192,4	608,1	0,0	0,0	0,0	813,6	0,0	0,0
Tardigrada	0,0	326,1	142,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1627,1	516,8	0,0
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	121,6	662,9	252,4	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	65,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	516,8	0,0
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	516,8	0,0
Hydracarina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	409,5	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de abundancia de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: 40 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

<i>L. fortunei</i> >1 mm	389,9	849,1	463,4	6257,0	12807,6	18737,6	24351,7	29524,1	27738,5	28216,4	42312,7	33181,1
<i>L. fortunei</i> <1 mm	5328,8	9781,9	6558,5	18949,7	114683,7	24498,4	81574,8	9038,6	7182,6	2649,1	3194,0	11863,4
Oligochaeta	2274,5	9238,5	29085,7	18878,2	19439,0	13239,6	4293,4	18116,9	36378,5	49768,2	42368,5	180501,9
Nematoda	584,9	5760,5	12166,6	8724,0	4160,9	6912,9	14758,6	28780,8	61318,0	41575,7	96106,8	47917,4
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1273,4	536,7	1308,2	1064,1	0,0	5339,3	7157,8
Rotifera	779,8	31519,5	9505,1	143,0	0,0	1334,1	805,0	178,4	133,0	367,9	715,1	4042,8
Copepoda	0,0	543,4	285,2	143,0	195,0	242,6	268,3	297,3	0,0	147,2	834,3	3711,4
Chironomidae	195,0	108,7	142,6	0,0	260,1	1879,8	0,0	0,0	0,0	858,5	0,0	265,1
Tardigrada	0,0	326,1	142,6	0,0	0,0	0,0	0,0	118,9	0,0	147,2	35,8	1060,4
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	181,9	268,3	416,3	0,0	0,0	429,0	0,0
Cladocera	65,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	35,8	1590,6
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	265,1
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	35,8	530,2
Hydracarina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	66,5	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de abundancia de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1. SMG: Sin mejillones grandes (>1 mm) presentes. Algunos mejillones pequeños pero >1 mm se encontraron en la zona "sin mejillones grandes" de algunos sustratos como resultado del procedimientos de campo (ver Métodos en el texto).

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: Desprotegido, área colonizada por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	SMG	SMG	SMG	48536,5	36960,5	25066,7	26008,6	50653,2	20827,4	25172,1	49360,0	40262,9
<i>L. fortunei</i> <1 mm	SMG	SMG	SMG	83004,5	287764,1	106164,9	98832,6	13359,1	6816,2	8652,9	1534,5	3178,6
Oligochaeta	SMG	SMG	SMG	28137,1	17160,2	17694,2	3467,8	1669,9	3786,8	19665,7	36316,7	10065,7
Nematoda	SMG	SMG	SMG	8441,1	1320,0	0,0	1733,9	1669,9	3029,4	15732,5	59334,3	10065,7
Hirudinea	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	867,0	0,0	757,4	1573,3	1023,0	0,0
Rotifera	SMG	SMG	SMG	4220,6	0,0	4423,5	0,0	0,0	0,0	1966,6	1534,5	1589,3
Copepoda	SMG	SMG	SMG	2813,7	0,0	0,0	0,0	0,0	4544,2	786,6	1534,5	0,0
Chironomidae	SMG	SMG	SMG	0,0	5280,1	4423,5	0,0	0,0	1514,7	3933,1	2557,5	0,0
Tardigrada	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	393,3	0,0	1059,5
Gastropoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	867,0	556,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4544,2	393,3	0,0	0,0
Amphipoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1023,0	0,0
Nauplii	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	511,5	0,0
Hydracarina	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Protección: desprotegido, área sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	0,0	0,0	353,5	399,2	0,0	271,6	71,3	377,8	271,5	259,4	419,5	115,2
<i>L. fortunei</i> <1 mm	5523,5	245,2	2249,4	580,7	3716,3	3802,6	4561,3	1057,8	853,2	148,2	0,0	76,8
Oligochaeta	828,5	613,1	7069,5	1524,2	218,6	339,5	142,5	75,6	387,8	555,8	2822,3	307,1
Nematoda	552,3	919,6	1349,6	290,3	145,7	0,0	142,5	151,1	0,0	259,4	2135,8	153,5
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	75,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Rotifera	690,4	2145,7	771,2	0,0	0,0	746,9	0,0	0,0	0,0	1556,2	76,3	0,0
Copepoda	0,0	0,0	64,3	0,0	72,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Chironomidae	0,0	122,6	128,5	0,0	0,0	407,4	0,0	0,0	0,0	222,3	0,0	0,0
Tardigrada	0,0	61,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	148,2	0,0	76,8
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	67,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	69,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	76,8
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de abundancia de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

DENSIDAD (ind. m⁻²)

Protección: Desprotegido, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

<i>L. fortunei</i> >1 mm	0,0	0,0	353,5	2760,9	1933,6	1363,2	2041,5	6386,4	2181,0	2404,2	6770,8	5196,6
<i>L. fortunei</i> <1 mm	5523,5	245,2	2249,4	4624,4	18576,1	8309,1	11722,4	2527,9	1407,1	880,4	199,1	469,4
Oligochaeta	828,5	613,1	7069,5	2829,9	1104,9	1103,5	395,1	266,1	703,6	2201,0	7169,0	1542,2
Nematoda	552,3	919,6	1349,6	690,2	207,2	0,0	263,4	332,6	281,4	1591,5	9558,7	1408,1
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	65,9	66,5	70,4	135,4	132,8	0,0
Rotifera	690,4	2145,7	771,2	207,1	0,0	908,8	0,0	0,0	0,0	1591,5	265,5	201,2
Copepoda	0,0	0,0	64,3	138,0	69,1	0,0	0,0	0,0	422,1	67,7	199,1	0,0
Chironomidae	0,0	122,6	128,5	0,0	276,2	584,2	0,0	0,0	140,7	541,8	331,9	0,0
Tardigrada	0,0	61,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	169,3	0,0	201,2
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	64,9	65,9	66,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	69,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	422,1	33,9	0,0	0,0
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	132,8	67,1
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	66,4	0,0
Hydracarina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de biomasa de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1. SEC: Sustrato entero colonizado por mejillones adultos; SMG: Sin mejillones grandes (> 1 mm) presentes. Algunos mejillones pequeños pero > 1mm se encontraron en la zona "sin mejillones grandes" de algunos sustratos como resultado del procedimientos de campo (ver Métodos en el texto).

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: 15 mm, área colonizada por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	SMG	SMG	SMG	192875,4	414060,1	516177,7	969709,4	1036521,5	949421,5	1564227,2	1313159,3	1110289,0
<i>L. fortunei</i> <1 mm	SMG	SMG	SMG	429,1	625,9	175,6	216,8	69,1	46,3	12,9	33,7	58,5
Oligochaeta	SMG	SMG	SMG	1549,3	788,7	30,9	81,8	465,1	680,2	494,2	1037,5	966,0
Nematoda	SMG	SMG	SMG	33,4	14,2	6,4	3,7	4,8	19,7	15,4	40,8	23,7
Hirudinea	SMG	SMG	SMG	0,0	358,1	101,8	221,9	427,2	223,9	938,6	365,9	0,0
Rotifera	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Copepoda	SMG	SMG	SMG	8,8	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	4,4	0,0	0,0
Chironomidae	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	127,2	0,0	0,0	279,6	0,0	0,0	0,0
Tardigrada	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,3	0,0	0,6
Gastropoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1
Amphipoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	17,8	0,0
Nauplii	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Protección: 15 mm, área sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	8521,2	7291,9	10934,9	41903,3	9425,5	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
<i>L. fortunei</i> <1 mm	381,4	350,8	240,8	1395,7	3154,5	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Oligochaeta	442,2	404,6	1166,5	698,4	2287,5	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Nematoda	4,8	29,5	55,0	37,8	35,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Rotifera	1,3	7,4	1,3	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Copepoda	0,6	5,1	2,5	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Chironomidae	25,9	0,0	130,8	0,0	256,5	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Tardigrada	0,0	0,5	1,9	0,4	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Cladocera	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Amphipoda	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC
Hydracarina	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC	SEC

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de biomasa de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: 15 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

<i>L. fortunei</i> >1 mm	8521,2	7291,9	10934,9	89615,4	225585,8	516177,7	969709,4	1036521,5	949421,5	1564227,2	1313159,3	1110289,0
<i>L. fortunei</i> <1 mm	381,4	350,8	240,8	1090,2	1803,7	175,6	216,8	69,1	46,3	12,9	33,7	58,5
Oligochaeta	442,2	404,6	1166,5	967,3	1486,9	30,9	81,8	465,1	680,2	494,2	1037,5	966,0
Nematoda	4,8	29,5	55,0	36,4	23,9	6,4	3,7	4,8	19,7	15,4	40,8	23,7
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	191,3	101,8	221,9	427,2	223,9	938,6	365,9	0,0
Rotifera	1,3	7,4	1,3	0,0	0,0	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Copepoda	0,6	5,1	2,5	2,8	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	4,4	0,0	0,0
Chironomidae	25,9	0,0	130,8	0,0	119,5	127,2	0,0	0,0	279,6	0,0	0,0	0,0
Tardigrada	0,0	0,5	1,9	0,3	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,3	0,0	0,6
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1
Amphipoda	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	17,8	0,0
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de biomasa de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1. SMG: Sin mejillones grandes (> 1 mm) presentes. Algunos mejillones pequeños pero > 1mm se encontraron en la zona "sin mejillones grandes" de algunos sustratos como resultado del procedimientos de campo (ver Métodos en el texto).

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: 40 mm, área colonizada por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	SMG	SMG	SMG	298864,5	410571,8	576583,9	655819,2	600817,1	734896,4	915334,8	1195816,4	944310,8
<i>L. fortunei</i> <1 mm	SMG	SMG	SMG	937,7	1097,2	154,9	491,3	42,4	30,4	12,4	15,7	58,9
Oligochaeta	SMG	SMG	SMG	1854,6	599,7	241,0	61,7	244,5	394,4	535,9	465,7	2003,8
Nematoda	SMG	SMG	SMG	26,8	2,6	4,0	7,3	11,2	20,1	13,7	31,7	15,6
Hirudinea	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	502,8	187,4	355,8	264,1	0,0	1192,4	1571,5
Rotifera	SMG	SMG	SMG	0,7	0,0	1,0	0,6	0,1	0,0	0,0	0,0	1,8
Copepoda	SMG	SMG	SMG	4,1	0,5	0,6	1,1	0,8	0,0	0,0	2,0	9,6
Chironomidae	SMG	SMG	SMG	0,0	52,1	408,1	0,0	0,0	0,0	112,0	0,0	36,3
Tardigrada	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,4
Gastropoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	44,4	0,0	85,6	0,0	0,0	84,6	0,0
Cladocera	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2
Amphipoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4
Nauplii	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Protección: 40 mm, área sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	454,4	2295,7	1487,9	1272,3	1024,9	2930,1	31414,3	37884,1	8606,2	156462,4	13940,4	56913,4
<i>L. fortunei</i> <1 mm	25,5	46,8	31,3	10,8	285,0	79,1	240,8	45,9	54,8	15,6	9,9	17,9
Oligochaeta	23,9	97,2	306,1	42,8	15,2	37,1	20,9	15,9	323,2	402,4	179,5	45,9
Nematoda	0,2	1,8	3,8	0,4	0,7	0,3	0,6	1,6	13,5	5,3	5,1	1,2
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Rotifera	0,3	13,4	4,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,3	1,7	4,4	0,5
Copepoda	0,0	1,3	0,7	0,0	0,5	0,6	0,0	0,6	0,0	4,0	2,5	0,0
Chironomidae	25,3	14,1	18,5	0,0	25,0	78,9	0,0	0,0	0,0	105,6	0,0	0,0
Tardigrada	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	0,0
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	22,3	121,7	46,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de biomasa de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: 40 mm, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

<i>L. fortunei</i> >1 mm	454,4	2295,7	1487,9	26874,2	133726,2	290570,6	403081,9	468206,9	616937,0	846696,8	1114057,1	897145,7
<i>L. fortunei</i> <1 mm	25,5	46,8	31,3	90,6	548,2	117,1	389,9	43,2	34,3	12,7	15,3	56,7
Oligochaeta	23,9	97,2	306,1	198,7	204,6	139,3	45,2	190,7	382,9	523,8	445,9	1899,7
Nematoda	0,2	1,8	3,8	2,7	1,3	2,1	4,6	8,9	19,0	12,9	29,8	14,9
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	264,7	111,6	272,0	221,2	0,0	1110,0	1488,0
Rotifera	0,3	13,4	4,0	0,1	0,0	0,6	0,3	0,1	0,1	0,2	0,3	1,7
Copepoda	0,0	1,3	0,7	0,3	0,5	0,6	0,7	0,7	0,0	0,4	2,0	9,1
Chironomidae	25,3	14,1	18,5	0,0	33,8	244,0	0,0	0,0	0,0	111,4	0,0	34,4
Tardigrada	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,4
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	33,4	49,2	76,4	0,0	0,0	78,7	0,0
Cladocera	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de biomasa de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1. SMG: Sin mejillones grandes (> 1 mm) presentes. Algunos mejillones pequeños pero > 1mm se encontraron en la zona "sin mejillones grandes" de algunos sustratos como resultado del procedimientos de campo (ver Métodos en el texto principal).

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: Desprotegido, área colonizada por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	SMG	SMG	SMG	222214,8	233770,5	261642,2	180328,5	240592,7	122469,5	253878,0	541010,1	449184,6
<i>L. fortunei</i> <1 mm	SMG	SMG	SMG	396,8	1375,5	507,5	472,4	63,9	32,6	41,4	7,3	15,2
Oligochaeta	SMG	SMG	SMG	296,1	180,6	186,2	36,5	17,6	39,9	207,0	382,2	105,9
Nematoda	SMG	SMG	SMG	2,6	0,4	0,0	0,5	0,5	0,9	4,9	18,4	3,1
Hirudinea	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	180,2	0,0	157,4	327,1	212,7	0,0
Rotifera	SMG	SMG	SMG	1,8	0,0	1,9	0,0	0,0	0,0	0,8	0,7	0,7
Copepoda	SMG	SMG	SMG	6,9	0,0	0,0	0,0	0,0	11,1	1,9	3,7	0,0
Chironomidae	SMG	SMG	SMG	0,0	685,3	574,2	0,0	0,0	196,6	510,5	332,0	0,0
Tardigrada	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,4
Gastropoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	159,1	102,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,3	0,3	0,0	0,0
Amphipoda	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,2	0,0
Nauplii	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	SMG	SMG	SMG	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Protección: desprotegido, área sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm)

<i>L. fortunei</i> >1 mm	0,0	0,0	1816,6	1616,6	0,0	1513,1	369,2	679,1	1115,5	646,1	1509,6	1154,8
<i>L. fortunei</i> <1 mm	26,4	1,2	10,8	2,8	17,8	18,2	21,8	5,1	4,1	0,7	0,0	0,4
Oligochaeta	8,7	6,5	74,4	16,0	2,3	3,6	1,5	0,8	4,1	5,8	29,7	3,2
Nematoda	0,2	0,3	0,4	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,7	0,0
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	15,7	0,0	0,0	0,0	0,0
Rotifera	0,3	0,9	0,3	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0
Copepoda	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Chironomidae	0,0	15,9	16,7	0,0	0,0	52,9	0,0	0,0	0,0	28,9	0,0	0,0
Tardigrada	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Datos complementarios 2 (continuación)

Resultados de las estimaciones de biomasa de los invertebrados acompañantes en todos los sustratos de la Serie 1.

SERIE 1 (MARZO 2012- OCTUBRE 2013)

Fecha de recuperación (dd-mm-aaaa)	29/05/2012	16/07/2012	31/08/2012	16/10/2012	30/11/2012	11/01/2013	01/03/2013	15/04/2013	30/05/2013	17/07/2013	28/08/2013	17/10/2013
------------------------------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

BIOMASA (mg. m⁻²)

Protección: Desprotegido, áreas colonizadas y sin colonizar por mejillones grandes (>1 mm) agrupadas

<i>L. fortunei</i> >1 mm	0,0	0,0	1816,6	12439,3	12229,6	12965,2	14039,4	29352,1	12388,8	22448,0	71523,1	57861,6
<i>L. fortunei</i> <1 mm	26,4	1,2	10,8	22,1	88,8	39,7	56,0	12,1	6,7	4,2	1,0	2,2
Oligochaeta	8,7	6,5	74,4	29,8	11,6	11,6	4,2	2,8	7,4	23,2	75,5	16,2
Nematoda	0,2	0,3	0,4	0,2	0,1	0,0	0,1	0,1	0,1	0,5	3,0	0,4
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,7	13,8	14,6	28,2	27,6	0,0
Rotifera	0,3	0,9	0,3	0,1	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,7	0,1	0,1
Copepoda	0,0	0,0	0,2	0,3	0,2	0,0	0,0	0,0	1,0	0,2	0,5	0,0
Chironomidae	0,0	15,9	16,7	0,0	35,9	75,8	0,0	0,0	18,3	70,3	43,1	0,0
Tardigrada	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1
Gastropoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,9	12,1	12,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Cladocera	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	0,3
Nauplii	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hydracarina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Fecha	Temp. (°C)	Densidad de larvas (ind. m ⁻³)	Serie
29/03/2012	20,75	20600,00	1
29/05/2012	18,50	1171,43	1
16/07/2012	9,50	50,00	1
31/08/2012	16,00	885,71	1
16/10/2012	19,50	SD	1
30/11/2012	24,50	SD	1, 2
11/01/2013	28,00	SD	1, 2
01/03/2013	22,30	SD	1, 2
15/04/2013	18,00	SD	1, 2
30/05/2013	14,25	SD	1, 2
17/07/2013	14,50	1300,00	1, 2
28/08/2013	13,00	50,00	1, 2
17/10/2013	21,50	4200,00	1, 2
05/12/2013	23,00	20428,57	2
15/01/2014	27,80	985,71	2
28/02/2014	20,50	2628,57	2
15/04/2014	17,00	878,57	2
04/06/2014	14,00	114,29	2

Tabla 11: Densidad de larvas en el plancton en el río Carapachay en las fechas de extracción de sustratos de las Series 1 y 2. SD: sin datos.