

Ventajas y límites de la variabilidad morfofisiológica para el establecimiento, la colonización y la expansión del bivalvo invasor *Limnoperna fortunei* en Sudamérica

Benefits and limits of morphophysiological variability for the establishment, colonization, and expansion of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* in South America

Benefícios e limites da variabilidade morfofisiológica para o estabelecimento, colonização e expansão do bivalve invasor *Limnoperna fortunei* na América do Sul

RECIBIDO: 4/9/2020 → APROBADO: 2/12/2020 ✉ estebanmpaolucci@gmail.com

PAOLUCCI, ESTEBAN MARCELO
(1) MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES “BERNARDINO RIVADAVIA” - CONICET,
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES, UBA. BUENOS AIRES, ARGENTINA.

RESUMEN

La variabilidad fenotípica, tanto basada en plasticidad fenotípica como en diversidad genética, puede tener una gran importancia durante el proceso de invasión de las especies exóticas. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) fue introducido en Sudamérica alrededor de 1990, en el estuario del Río de la Plata, Argentina, desde donde se expandió rápidamente hasta abarcar prácticamente toda esta cuenca y otras aledañas. Sin embargo, algunos ambientes no han sido colonizados y, presumiblemente, la supervivencia de esta especie se vio afectada por distintos factores ambientales como los sólidos en suspensión, la salinidad, y la contaminación. *L. fortunei* evidenció una alta variabilidad genética y morfológica, mostrando una distribución fuertemente afectada por las actividades humanas y por sus vectores de dispersión. El grado de variabilidad fenotípica estaría jugando un papel fundamental en su establecimiento, o no, en los diferentes ambientes. Las variaciones morfológicas y metabólicas, incluyendo cambios en la tasa de crecimiento, desarrollo de órganos internos o cambios en la tasa de filtrado y respiración en áreas límite de su distribución o bajo condiciones ambientales extremas, permitirían explicar, junto con otras variables como la presencia de vectores de dispersión, el patrón de distribución actual.

PALABRAS CLAVE: ecofisiología, especies exóticas, distribución, mejillón dorado, morfología.

ABSTRACT

Phenotypic variability, both based on phenotypic plasticity and genetic diversity, can be a main factor affecting the invasion process of alien species. *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) was introduced in South America around 1990, in the Río de la Plata estuary, Argentina, from where it spread swiftly to cover most of the basin and other smaller watersheds. However, some environments have not been colonized and, presumably, the survival of this species was affected by different environmental factors such as suspended solids, salinity, and pollution. *L. fortunei* showed high genetic and morphological variability, showing a distribution strongly affected by human activities and its dispersal vectors. The degree of phenotypic variability would be playing a main role in its establishment, or not, in the different environments. Morphological and metabolic variations, including changes in the growth rate, development of internal organs or changes in the rate of filtration and respiration in border areas of its distribution or under extreme environmental conditions, would allow to explain, together with other variables such as the presence of dispersal vectors, the current distribution pattern.

KEYWORDS: ecophysiology, exotic species, distribution, golden mussel, morphology.

RESUMO

A variabilidade fenotípica, tanto baseada na plasticidade fenotípica quanto na diversidade genética, pode ser um dos principais fatores que afetam o processo de invasão de espécies exóticas. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) foi introduzido na América do Sul por volta de 1990, no estuário do Río de la Plata, Argentina, de onde se espalhou rapidamente para cobrir a maior parte da bacia e outras bacias hidrográficas menores. No entanto, alguns ambientes não foram colonizados e, presumivelmente, a sobrevivência desta espécie foi afetada por diferentes fatores ambientais, como sólidos em suspensão, salinidade e poluição. *L. fortunei* apresentou alta variabilidade genética e morfológica, apresentando uma distribuição fortemente afetada pelas atividades humanas e seus vetores de dispersão. O grau de variabilidade fenotípica estaria desempenhando um papel fundamental no seu estabelecimento, ou não, nos diferentes ambientes. Variações morfológicas e metabólicas, incluindo alterações na taxa de crescimento, desenvolvimento dos órgãos internos ou alterações na taxa de filtração e respiração em áreas fronteiriças de sua distribuição ou sob condições ambientais extremas, permitiriam explicar, em conjunto com outras variáveis como a presença de vetores de dispersão, o padrão de distribuição atual.

PALAVRAS-CHAVE: ecofisiologia, espécie exótica, distribuição, mexilhãodourado, morfologia.

INTRODUCCIÓN

Una vez introducida y establecida una especie exótica, el proceso de colonización de un nuevo ambiente es un fenómeno complejo que depende de múltiples factores antrópicos y ambientales, así como de características intrínsecas de la

especie introducida (Blackburn, et al., 2011). Aunque realizar generalizaciones acerca de estas características resulta difícil pues su valor parece relativo al contexto ambiental (Boltovskoy, et al., 2020), la variabilidad genética y fenotípica puede determinar la extensión y diversidad de ambientes a colonizar (Sax, et al., 2007; Kelley, 2014). Sin embargo, también se ha cuestionado el valor mismo de la diversidad genética y plasticidad fenotípica para las especies invasoras (Drown, et al., 2011; Davidson, et al., 2011), dada la existencia de exitosos invasores resistentes a ambientes extremos (Paolucci y Thuesen, 2020; Rabushko, et al., 2020), pero con muy baja variabilidad genética y plasticidad fenotípica, aparentemente similar a la de especies nativas coexistentes (Levri, et al., 2014). En paralelo, la presión de propágulos, es decir la magnitud y el número de eventos de introducción, puede ser determinante no solo en la introducción inicial sino también en la dispersión a nuevos ambientes, ya que abarca tanto las características biológicas como la presencia de vectores de dispersión (Lockwood, et al., 2009). Este proceso no es irreversible; aunque los ejemplos son escasos, Blackburn y otros (2011) describen detalladamente el retroceso y la desaparición de especies exóticas, incluyendo explícitamente la posibilidad de fallas en cualquier etapa de la colonización.

En este contexto, el estudio del grado de variabilidad genética, morfológica y metabólica de una especie invasora ayuda a comparar la importancia relativa de estos factores frente a otros como la presión de propágulos, y así comprender cuáles son los determinantes de ese proceso de invasión en particular. El presente trabajo expone los últimos reportes sobre la distribución del bivalvo exótico *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) en Sudamérica, recopilando las evidencias sobre variabilidad morfológica y metabólica que podrían facilitar o condicionar la colonización de diversos ambientes. Frente a la expansión de la distribución de esta especie exótica, ya reiteradamente predicha (Oliveira, et al., 2015), se estudian las variables que puedan sustentar o limitar la expansión y mitigar el impacto de esta especie. Se analizan datos publicados e inéditos acerca de variaciones morfológicas y metabólicas de relevancia en la supervivencia en los ecosistemas colonizados, y se discute la potencial plasticidad fenotípica de esta especie en el marco de la variabilidad genética reportada.

Bivalvos exóticos y plasticidad fenotípica

Las variaciones morfológicas y metabólicas observadas en bivalvos en general demuestran la gran capacidad de estos organismos para establecerse en nuevos ambientes (McLachlan, et al., 1995; Soares, et al., 1998); incluyendo numerosos ejemplos de especies invasoras como las almejas asiáticas *Corbicula fluminea* y *C. larguillerti*, el mejillón cebra *Dreissena polymorpha*, el mejillón quagga *D. rostriformis bugensis*, y la ostra japonesa *Crassostrea gigas*, entre otros (Alexander, et al., 1994; Marsden, et al., 1996; Sousa, et al., 2007; Dutertre, et al., 2009; Peyer, et al., 2010). En varios de estos estudios se probó que la plasticidad fenotípica fue uno de los mecanismos más importantes que permitió una rápida respuesta a las diferentes y cambiantes condiciones ambientales.

La plasticidad fenotípica en bivalvos se ve reflejada en cambios en la morfología de las valvas, en órganos paliares como el área branquial o en los palpos labiales

como respuesta a las distintas condiciones ambientales (Payne, et al., 1995; Lei, et al., 1996; Peyer, et al., 2010). Particularmente, en los moluscos lamelibranquios se observan cambios morfológicos en respuesta a variaciones en la cantidad y el tipo de alimento, los sedimentos en suspensión y otras variables ambientales que pueden afectar su capacidad de filtración. Por ejemplo, una disminución en el área branquial y un incremento en el área de los palpos labiales se ha asociado a ambientes de alta turbidez (Drent, et al., 2004; Dutertre, et al., 2009). Según dichos autores, estos cambios representarían una ventaja al evitar el daño de las branquias por el material en suspensión, e incrementarían la capacidad de seleccionar el alimento, función atribuida a los palpos labiales en moluscos. Una mayor área branquial ha sido observada en bivalvos establecidos en ambientes de baja concentración de oxígeno (Scott, 2005), siendo frecuente asumir que una mayor superficie de filtración incrementa la capacidad respiratoria y de alimentación, lo que podría considerarse como una respuesta adaptativa a las condiciones ambientales (Alexander, et al., 1994; Lei, et al., 1996).

Por otro lado, también se han observado en moluscos en general, y particularmente en bivalvos exóticos, respuestas metabólicas y fisiológicas frente a cambios ambientales tales como cambios en la temperatura, salinidad, disponibilidad de alimentos y otros (Fanslow, et al., 2001; Hamdoun, et al., 2003; Barrento, et al., 2013; Tyner, et al., 2015). Se ha estudiado la relación entre la tolerancia a cambios térmicos y la expresión de genes relacionados con la síntesis de proteínas de shock térmico (HSP70) en distintas especies exóticas, demostrando la base genética para la plasticidad metabólica como respuesta a condiciones de estrés (Hamdoun, et al., 2003; Kelley, 2014).

***Limnoperna fortunei*: llegada, dispersión y distribución de un molusco exótico en Sudamérica**

La invasión del bivalvo exótico *Limnoperna fortunei* en Sudamérica comenzó alrededor de 1990, cuando se detectó por primera vez en el estuario del Río de la Plata, Argentina, probablemente introducido por agua de lastre de barcos comerciales provenientes del sudeste de Asia (Darrigran y Pastorino, 1995). En 2015, Oliveira y otros publicaron una actualización de la distribución de *L. fortunei* en Sudamérica, la cual incluía casi todos los principales cuerpos de agua de la Cuenca del Río de la Plata, al igual que otras cuencas vecinas como Guaíba, Tramandai, Patos-Mirim, y Mar Chiquita (Figura 1). Durante los primeros años del proceso de invasión, la dispersión fue rápida -alcanzando valores de hasta 250 km por año-, en gran medida determinada por el transporte río arriba a través de embarcaciones en la Hidrovía Paraná-Paraguay (Darrigran y Pastorino, 2004; Boltovskoy, et al., 2006; Oliveira, et al., 2011).



Figura 1. Mapa de distribución de *Limnoperna fortunei* en Sudamérica (Modificado de Oliveira, et al., 2015, puntos negros), con nuevos registros de la especie en Brasil, puntos rojos y verdes, reportados por Barbosa y otros (2016) y Senskey otros (2019) respectivamente, y nuevos reportes en Argentina (punto amarillo, Anónimo, 2019).

Ya en 1998, *L. fortunei* había sido registrada a más de 3.400 kilómetros aguas arriba del lugar de introducción, en el río Paraguay Superior, uno de los principales cursos de la Cuenca del Río de la Plata (Oliveira, et al., 2015). Dada esta velocidad de dispersión, se sugirió que la especie podría avanzar río arriba colonizando ambientes conectados a los afluentes y lagunas asociadas al río Paraguay, pudiendo alcanzar incluso afluentes y cursos de agua de la cuenca del Amazonas (Uliano-Silva, et al., 2013). Sin embargo, una menor intensidad del tránsito naviero (solo embarcaciones menores de tránsito local) y condiciones ambientales adversas (ambientes anóxicos; Oliveira, et al., 2010) podrían disminuir considerablemente tanto la presión de propágulo como su supervivencia fuera de los cursos principales, y consecuentemente la expansión de *L. fortunei*. Aunque se ha reportado una tolerancia a la anoxia relativamente mayor a otras especies de bivalvos invasores (Karatayev, et al., 2015), los eventos de anoxia extrema detectados en las lagunas conectadas al canal principal del río Paraguay parecen producir grandes mortandades en

larvas y adultos de *L. fortunei* y, aparentemente, limitar su distribución (Oliveira, et al., 2010; Pessotto y Nogueira, 2018).

L. fortunei continuó expandiendo su distribución hacia el norte y fue reportada en cuencas vecinas, incluyendo las del río San Francisco (Barbosa, et al., 2016), del Complejo Bahía-Estuario de Santos, São Vicente y del Canal de Bertioga (Senske, et al., 2019), estas dos últimas en Brasil (Figura 1). Su presencia en estas cuencas parece más relacionada a una introducción secundaria, producto de la actividad de algún vector de introducción más que a una expansión natural de la distribución; por ejemplo, el agua de lastre para el caso del Complejo Bahía-Estuario de Santos, São Vicente y del Canal de Bertioga (Senske, et al., 2019). Esta expansión hacia el norte en zonas tropicales contrasta con la falta de nuevos registros hacia el límite sur de su distribución en Sudamérica, donde hasta al momento no se han registrado ríos ni otros cuerpos de agua colonizados por *L. fortunei*.

Elevados valores de salinidad marcan un límite de distribución para esta especie dulceacuícola, y el efecto de esta variable sobre la mortalidad de *L. fortunei* fue estudiado reproduciendo las fluctuaciones de salinidad típicas del estuario del Río de la Plata, tolerando hasta un 23% de salinidad (Sylvester, et al., 2013). Dicha tolerancia cae a 2% en condiciones de exposición constante (Angonesi, et al., 2008). Este factor estaría limitando su distribución, es decir, permitiendo colonizar solo parcialmente distintos ambientes costeros como la Laguna Los Patos (Barbosa y Melo, 2009), el complejo estuarino São Vicente y el Canal de Bertioga (Senske, et al., 2019), o el propio Río de la Plata (Sylvester, et al., 2013). Sin embargo, parece interesante destacar la diferencia en la tolerancia a valores altos de salinidad observada al comparar los trabajos de Sylvester y otros (2013) y Angonesi y otros (2008). En el primer estudio, la mayor supervivencia reportada por exposición discontinua a valores altos de salinidad se basaría, según los autores, en la capacidad de esta especie de modificar su comportamiento cerrando las valvas como respuesta a las condiciones adversas (Cataldo, et al., 2003). Este comportamiento flexible, así como quizás otros mecanismos de compensación osmótica no suficientemente estudiados (Deaton, et al., 1989), permitirían a esta especie sobrevivir en ambientes de salinidad intermedia, los cuales suelen poseer gran actividad naviera y portuaria con la consecuente importancia en la dispersión de esta especie hacia otros ambientes, como fue analizado por Sylvester y otros (2013).

Otros saltos menores en la distribución se observaron en Argentina, donde a fines de 2019 personal del Instituto de Biodiversidad Tropical y de la Dirección de Flora y Fauna de la Provincia de Tucumán reportaron a los medios locales la presencia de esta especie en el Dique Celestino Gelsi (El Cadillal, Tucumán), ubicado sobre el río Salí, y en un tributario de éste, el río Loro (Figura 1) (Anónimo, 2019). Estos ríos forman parte de una cuenca endorreica que desemboca en la Laguna de Mar Chiquita, junto con otros ríos como el Primero y Segundo, donde ya se había reportado previamente la presencia de *L. fortunei* en el año 2006 (Oliveira, et al., 2015). Sin embargo, aunque todos estos cuerpos de agua son afluentes de la mencionada laguna, la intermitencia de los mismos y la elevada salinidad de la Laguna de Mar Chiquita, que varía entre 24.8 y 360.3 g/L (Reati, et al., 1996), probablemente estén limitado la expansión dentro de la cuenca, tal como fue observado en

otras cuencas vecinas (Darrigran, et al., 2011). De hecho, es altamente probable que este salto en la distribución se haya producido por la actividad de vectores locales como botes de pescadores y de recreación, que le permitieron a *Limnoperna* saltar las barreras ambientales existentes. Estas mismas barreras naturales para la dispersión de *L. fortunei*, sumadas a la gran cantidad de sedimentos en suspensión, fueron propuestas para diversos tributarios andinos de la Cuenca del Plata, como los ríos Salado del Norte, Bermejo y Pilcomayo (Darrigran, et al., 2011), que no han sido colonizados a pesar de tener conexión directa con otros cuerpos de agua de la cuenca donde se reportan poblaciones permanentes del bivalvo.

Por el contrario, se han registrado algunos casos de fracaso en la colonización o retroceso significativo de las poblaciones de *Limnoperna* en ambientes donde se había reportado esta especie, como es el caso de los embalses Piraquara I y Guari-cana, en la Alta Cuenca del río Iguazú, Brasil (Frehse, et al., 2018), y el Embalse Río Tercero en Córdoba, Argentina (Mariñelarena, et al., 2016). En el primer caso, se trató de solo cinco individuos adultos reportados por Takeday y otros (2003), de los cuales desafortunadamente no se proveen más datos que permitan chequear el estado de los individuos ni confirmar su identidad. Es más, sucesivos estudios en los mismos cuerpos de agua no lo pudieron confirmar -incluso analizando el ADN mitocondrial extraído del total de las muestras de plancton colectadas-, quedando esta especie limitada al tramo inferior del río Iguazú (Pestana, et al., 2010; Borges, et al., 2017; Frehse, et al., 2018). A pesar de haberse reportado como un caso fallido de invasión, la escasa cantidad de organismos reportados inicialmente y la escasa información sobre los mismos impiden realizar un análisis más profundo de la dinámica de dispersión y posible colonización en estos cuerpos de agua. Probablemente más estudios sean necesarios para conocer si *L. fortunei* está presente en la zona, tal vez como poblaciones reducidas aun en periodo de latencia. Por otro lado, el Embalse Río Tercero, uno de los ambientes donde más detalladamente se estudiaron las densidades de *L. fortunei* mediante muestreos intensivos realizados por buzos, mostró una gran abundancia 10 años después de la colonización de este ambiente (Boltovskoy, et al., 2009a). La distribución reportada no fue uniforme, los sustratos rocosos alcanzaron densidades promedio de hasta 4.867 ind.m⁻², entre 0 y 10 metros de profundidad, mientras que en otros sustratos o a mayores profundidades las densidades fueron mucho menores o incluso nulas. Según este estudio, llevó entre cuatro y ocho años, desde el momento de su introducción en 1998, alcanzar las densidades observadas (en promedio 959 ind.m⁻²) para este embalse de 0.48 km³, con amplia disponibilidad de sustratos duros para ser colonizados y escasa presencia de peces u otros depredadores. Más recientemente se comenzó a registrar una disminución sustancial de las colonias de *L. fortunei* (Mariñelarena, et al., 2016; Correa, et al., 2015). Aunque no se realizó un nuevo estudio reportando las densidades de las poblaciones en este ambiente, las colonias parecen haber desaparecido de las zonas donde solían ser abundantes en comparación con lo observado durante los primeros años de la invasión (Miguel Hechem com. pers.; Mongi, 2019; Correa, et al., 2015). Sin embargo, es necesario confirmar esta tendencia e investigar más profundamente sus causas, entre las cuales se ha mencionado la disminución del nivel del agua (Correa, et al., 2015). Con solo dos bajantes pronunciadas

del nivel del embalse confirmadas durante el periodo analizado no es posible realizar una cuantificación objetiva del impacto en las poblaciones del bivalvo invasor (Correa, et al., 2015). En caso de confirmarse esta disminución poblacional, podría tratarse también de una fase normal en la dinámica de colonización conocida como boom-bust y definida por Strayer y otros (2017) como un crecimiento exponencial seguido de una rápida disminución para alcanzar una densidad poblacional más estable o incluso desaparecer.

Un factor biológico mencionado como potencialmente capaz de limitar la abundancia y/o distribución de esta especie es la presencia de depredadores, en particular peces (Paolucci, et al., 2007; Sylvester, et al., 2007; Nakano, et al., 2010; González-Bergonzoni, et al., 2020). Se han registrado alrededor de 50 especies de peces, tanto larvas como juveniles y adultos (Cataldo, 2015; Paolucci y Thuesen, 2015; González-Bergonzoni, et al., 2020), incluso en algunos casos consumiendo de manera preferencial (Paolucci, et al., 2010; Paolucci, et al., 2015; Paolucci, et al., 2017). Sin embargo, el efecto en los casos más extremos parece ser una disminución de la abundancia de *L. fortunei* que no resulta suficiente para impedir su avance o, más aún, producir su erradicación.

Respuestas morfológicas a los cambios ambientales

Limnoperna fortunei ha colonizado una gran diversidad de ambientes y, al menos con los estudios realizados hasta la fecha, ha fallado en colonizar otros. Sin embargo, a diferencia de lo que se ha descripto para otros bivalvos invasores, poco se conoce acerca de la respuesta fenotípica a condiciones ambientales adversas y cómo esta respuesta -junto a otros elementos clave como la capacidad de dispersión y la presencia de vectores- podría afectar su distribución. Un primer estudio a nivel regional en Sudamérica (Paolucci, et al., 2014b) permitió detectar variaciones morfológicas en esta especie basadas mayormente en cambios en las proporciones ancho-largo y ancho-alto de sus valvas (Figura 2a). Más aún, mostró que esas variaciones parecen tener un efecto importante a nivel del desarrollo interno, afectando mayormente al área branquial relativa (definida en función del área total del organismo para incluir la variación por tamaño: Figura 2b). Algunas poblaciones mostraron alta proporción de mejillones de mayor relación ancho/largo, resultando en mejillones menos alargados que las proporciones normales (Figura 2c) descriptas originalmente para esta especie (Morton, 1973). Aunque las poblaciones analizadas por los autores resultaron de gran heterogeneidad, abarcando diversidad de ambientes y características, tres factores fueron destacados por los análisis como aparentemente relevantes para describir estas variaciones: los sólidos totales en suspensión, probablemente la baja concentración de oxígeno disuelto o la elevada contaminación registrada en algunas de las poblaciones estudiadas en el Río de la Plata (QU, BU, y PL en la figura 2b y 2c correspondientes a las poblaciones de Quilmes, Buenos Aires y Punta Lara). Desde el punto de vista de la morfología de las valvas, las poblaciones parecen agruparse en dos morfologías distintivas, con mejillones más alargados (poblaciones marcadas en negro en la Figura 2) y mejillones más anchos y cortos (poblaciones marcadas en rojo, Figura 2) con un diferente desarrollo branquial. Al comparar la variación morfológica con la estruc-

tura genética poblacional de estas mismas poblaciones, utilizando indicadores de diversidad nucleotídica y haplotípica de datos publicados por Zhan y otros (2012), y Ghabooli y otros (2013), y que por cierto mostraron una gran heterogeneidad espacial y diversidad genotípica, no se pudieron atribuir las distintas morfologías a los genotipos hallados. En base a este análisis, los autores de los tres trabajos citados sugieren en Paolucci y otros (2014b) que estas variaciones podrían originarse en un proceso de plasticidad fenotípica. Sin embargo, es razonable pensar que más trabajos deberían ser realizados para confirmar o descartar estos hallazgos.

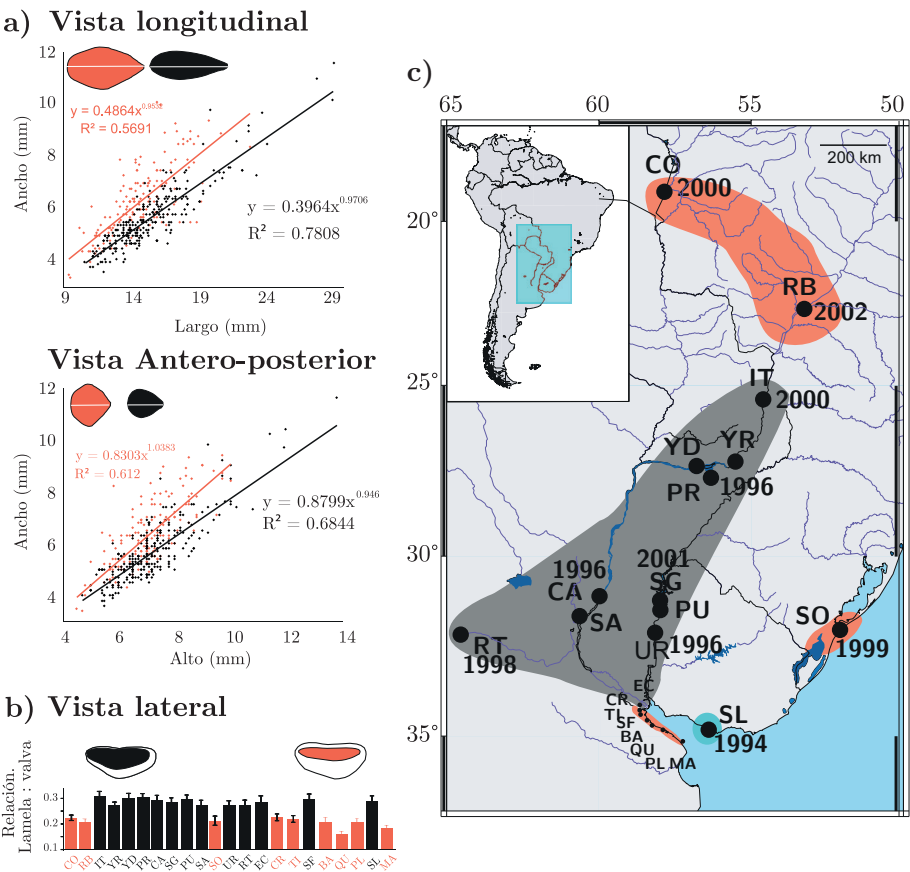


Figura 2. Relaciones ancho-largo, ancho-alto de las valvas (a) y del área branquial relativa (b, modificado de Paolucci et al., 2014b) para ejemplares de *Limnoperna fortunei* colectados en su área de distribución en Sudamérica (c, modificado de Zhan, et al., 2012).

Las branquias en *L. fortunei*, así como en bivalvos en general, están típicamente formadas por dos ctenidios de aspecto laminar (Figura 3a), formados a su vez por dos hemibranquias cada uno (Morton, 1973; Jørgensen, 1990). En el caso de *L. fortunei*, las hemibranquias son desiguales, siendo la hemibranquia externa (la más cercana al manto) más grande dorsoventralmente que la interna (Morton, 2015). Cada hemibranquia está formada por dos lamelas, una ascendente y otra descendente. Las dos lamelas descendentes de cada hemibranquia se juntan dorsalmente,

mientras que la unión ventral de las mismas con las respectivas lamelas ascendentes de cada hemibranchia forma los surcos alimentarios marginales (Figura 3a). Estos canales tienen una importancia fundamental en el transporte de partículas y alimento, ya que desembocan en la cavidad oral y en otras estructuras llamadas palpos labiales. Estos últimos son los órganos encargados de seleccionar y separar aquellas partículas sin valor alimenticio y descartarlas en forma de pseudoheces (Jørgensen, 1990). Las poblaciones estudiadas por Paolucci y otros (2014b) mostraron diferencias importantes en el área branquial como respuesta a cambios ambientales, y se presume que estas diferencias podrían también observarse en el área de los palpos labiales (Paolucci, et al., 2014a).

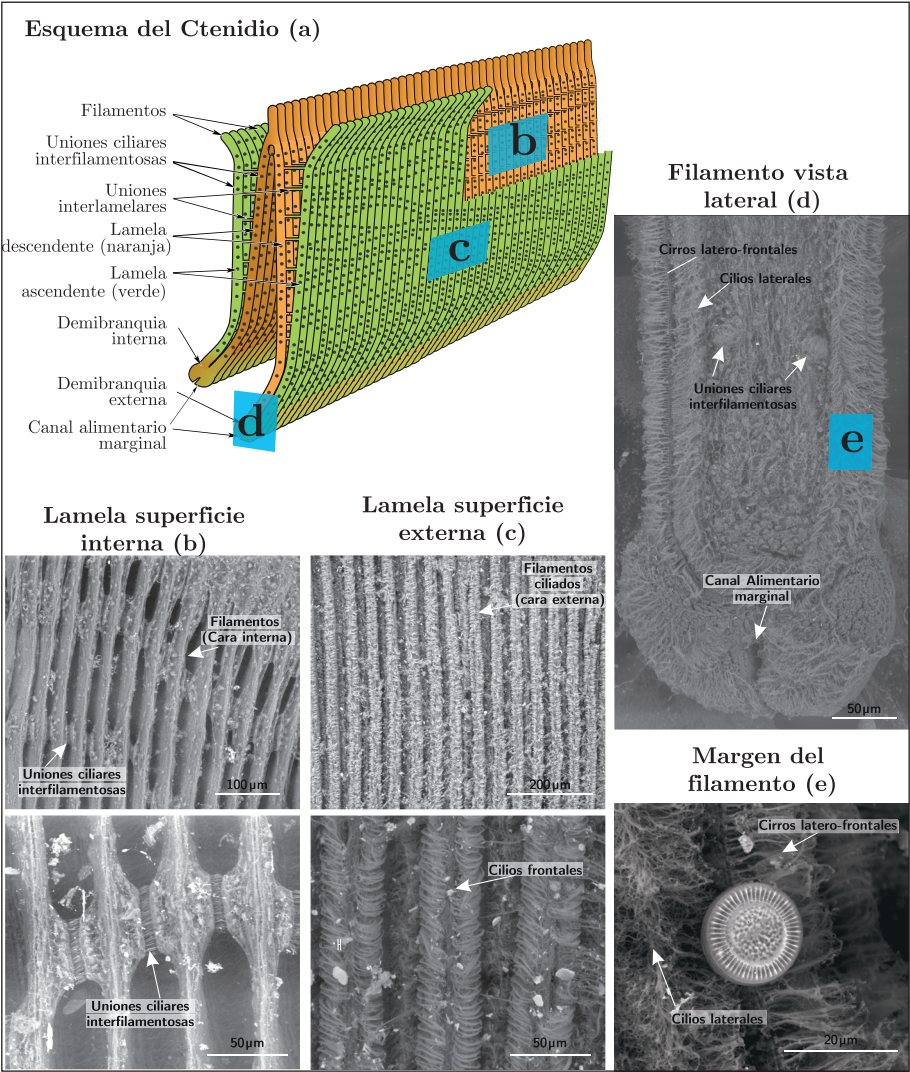


Figura 3. Esquema del ctenidio en *Limnoperna fortunei* (a, modificado de Morton, 2015), y micrografías electrónicas de la superficie lamelar interna (b), externa (c), vista lateral del filamento (d), y detalle de cilios laterales, cirros latero-frontales con partícula de alimento (e). Fotografías: Esteban M. Paolucci.

Así como en otros lamelibranquios filibranquiados, los ctenidios de *L. fortunei* están formados por filamentos alineados de manera paralela, con orientación dorso-ventral, y conectados por medio de discos ciliares o uniones ciliares interfilamentosos (Figura 3b-e). Según se comprobó en *Dreissena polymorpha*, estas uniones entre filamentos son discos ciliares con la capacidad de contraerse o separarse en base a estímulos iónicos ambientales y movimientos musculares, variando hasta en un 25% la superficie de las branquias (Medler y Silverman, 1997; Medler, et al., 1999). En el caso de *Limnoperna*, la distancia entre las uniones interfilamentosas no presentó diferencias significativas entre las poblaciones estudiadas (Paolucci, et al., 2014b), lo cual probó que las diferencias en el área branquial halladas no corresponden a una reacción espontánea al medio iónico como fue mencionado previamente para *D. polymorpha* (Medler y Silverman, 1997; Medler, et al., 1999), sino a un proceso ontológico afectado probablemente por las condiciones ambientales.

Las branquias en *L. fortunei* están formadas por un solo tipo de filamento (branquias homorabdicas), pero cada filamento está cubierto por distintos tipos de cilios, cuyo movimiento conjunto es determinante en las funciones de respiración, alimentación y transporte de partículas. Los filamentos no presentan cilios adfrontales en la superficie interna de la lamela (Figura 3b), pero sí abundantes cilios frontales en la cara externa (lamela superficie externa, Figura 3c), y cilios laterales orientados hacia el espacio entre filamentos adyacentes (Figura 3e). Los cilios laterales (Figura 3e) son responsables de crear las corrientes que desplazan los fluidos a través de los filamentos entre las cámaras infra y supra branquial (definidas por las lamelas), y por consiguiente las corrientes inhalantes y exhalantes (Morton, 2015). *Limnoperna* también posee un tipo adicional de cilios, presentes también en otros mitílidos, llamados cirros latero-frontales, pues están constituidos por la unión de varios cilios y ubicados entre los cilios laterales y frontales (Figura 3d). Los cirros latero-frontales cumplen la función de filtrado, prolongándose lateralmente desde los filamentos hacia el espacio entre estos y captando las partículas que pasan (Figura 3d-e) para dirigir las hacia los cilios frontales (Dillon, 2000). Estos últimos transportan dichas partículas hacia los canales orales marginales. A pesar de su importancia funcional, no se observaron diferencias morfológicas tanto para el ancho promedio de los filamentos como para la longitud y densidad promedio de los cilios entre las poblaciones estudiadas en Sudamérica (Paolucci, et al., 2014b).

Los sólidos totales en suspensión y la contaminación fueron reportados previamente, afectando no solo la macroestructura sino también la ultraestructura de las branquias de bivalvos (Gregory, et al., 1999; Beninger, et al., 2008). Una particularidad de los bivalvos filtradores es la secreción de moco, que está aparentemente relacionado a la captación y al transporte de partículas que quedan impregnadas en dicha mucosidad (Jørgensen, 1990), pero también fue observado en gran cantidad en ambientes con mayor contaminación (David y Fontanetti, 2005). En ninguna de las poblaciones de *L. fortunei* analizadas por Paolucci y otros (2014b) se observaron daños en la estructura branquial, tal como fue reportado previamente para otros organismos filtradores. Sí se observó la presencia

de moco en las branquias, y aunque no pudo asociarse inequívocamente a condiciones de alta contaminación o de carga de sedimentos (Figura 4a-b), trabajos experimentales recientes muestran esta reacción característica en *L. fortunei* ante la presencia de metales pesados (Manske Nunes, et al., 2018).

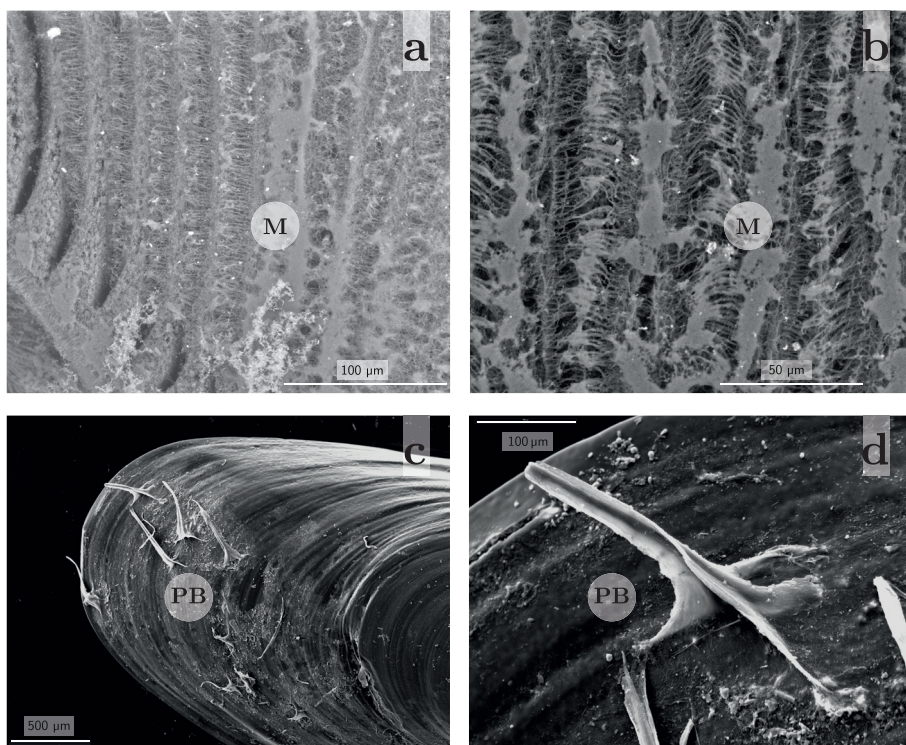


Figura 4. Detalle de la superficie branquial (a-b) secretando moco (M) y presencia de pelos bisales (PB) en el periostraco de *Limnoperna fortunei* (c-d). Fotografías: Esteban M. Paolucci.

Así como fue observado en otros bivalvos (Ockelmann, 1983; Ockelmann y Dinesen, 2009; Dinesen y Morton, 2014), en *L. fortunei* se registró otra interesante variación en la morfología externa, que es la presencia de pelos bisales en el periostraco de ejemplares juveniles y adultos (Montalto y Rojas Molina, 2014). Dichos pelos bisales fueron reportados en organismos colectados mayormente en ambientes lénticos del río Paraná, y adheridos a las raíces de macrófitas flotantes. Dado que no se los registró en organismos colectados en ambientes lóticos, se concluyó que las condiciones físicas más rigurosas podrían estar impidiendo el desarrollo de estas estructuras, cuya presencia estuvo inversamente correlacionada con la velocidad de la corriente (Montalto y Rojas Molina, 2014). Estos pelos bisales también fueron observados por el autor de esta revisión en ambientes lóticos, en particular en organismos colectados entre las raíces de árboles a orillas del Canal Arias, en el Delta del Paraná (Figura 4c-d), donde la velocidad de la corriente suele ser más baja que en el curso principal. La mayoría de los autores que investigaron estas estructuras sugiere que su presencia estaría relacionada con una reacción a los depredadores por la aparente utilidad como camuflaje de las mismas (Ockelmann, 1983; Ockelmann y Dinesen, 2009; Dinesen y Morton, 2014).

Variabilidad metabólica en *Limnoperna fortunei*

Existe una escasa cantidad de trabajos que abordan el estudio de variables fisiológicas y metabólicas de *L. fortunei*; y la mayoría está enfocada en estudiar la mortalidad y los indicadores metabólicos bajo condiciones extremas. Estos trabajos han medido la capacidad de osmorregulación bajo distintas salinidades (Deaton, et al., 1989); y el nivel de glucógeno en condiciones de inanición, tanto en laboratorio como durante el transporte (Cordeiro, et al., 2016; Cordeiro, et al., 2017) o bajo distintas temperaturas (Andrade, et al., 2018). Si bien todos estos estudios aportan evidencia acerca de un metabolismo flexible capaz de variar en función de variables como la temperatura, la disponibilidad de alimento y las condiciones ambientales en general, pocos aportan evidencia sobre la tasa metabólica en sí misma para esta especie. De hecho, aunque indirectamente, los menores valores de glucógeno observados por Andrade y otros (2018) a 30 °C en comparación con temperaturas menores indicarían un aumento del metabolismo en general.

En el primer estudio, donde se registraron los valores de consumo de oxígeno y tasa metabólica basal en *L. fortunei* para una población colectada en el Río de la Plata, Paolucci y otros (2019) reportaron valores promedio que variaron entre 0.89 ± 0.13 y 2.59 ± 0.28 mg O₂ gPSLC⁻¹h⁻¹ (PSLC= peso seco libre de cenizas), para temperaturas de entre 17 y 26 °C. Estos valores fueron muy similares, aunque levemente mayores, a los registrados en poblaciones de su área de distribución natural en China, en la cual la tasa metabólica varió entre 0.84 ± 0.04 y 2.01 ± 0.24 mg O₂ gPSLC⁻¹h⁻¹ para temperaturas de entre 15 y 30 °C (Fang y Xi-hui, 2005). En ambos casos se encontró una relación positiva con la temperatura (efecto Arrhenius) sin caída de la tasa metabólica, demostrando la capacidad de adaptar el metabolismo dentro de este rango de temperaturas.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Aun cuando no se han profundizado los estudios en este campo, resulta evidente que *L. fortunei* muestra una importante variabilidad morfológica y metabólica en respuesta a las variables ambientales registradas en su área de distribución actual en Sudamérica. Tal como fue observado en otros bivalvos exóticos (Payne, et al., 1995; Drent, et al., 2004; Dutertre, et al., 2009), dichas variaciones pueden verse como una ventaja que permitiría a esta especie sobrevivir y establecerse en los distintos ambientes. Por otro lado, la incapacidad de responder morfológica y metabólicamente ante las variaciones ambientales también nos puede brindar evidencia acerca de los límites en la capacidad de establecerse, explicando la ausencia de esta especie en algunos ambientes. Por supuesto que otros factores también pueden explicar su ausencia en diversos ambientes, como la falta de vectores que permitan la introducción de esta especie; o una vez introducida, distintos factores bióticos o abióticos incompatibles con la supervivencia y reproducción de *L. fortunei* podrían hacer fracasar el proceso de colonización. Un análisis más profundo de la diversidad de causas y factores que pueden limitar el proceso de invasión para especies exóticas en general puede hallarse en Blackburn y otros (2011).

Los cambios en las proporciones externas observados en *L. fortunei* (Paolucci, et al., 2014b), con predominio de organismos menos alargados que lo descripto normalmente

para la especie (Morton, 1973), podrían responder no solo a altas concentraciones de sólidos totales en suspensión y contaminación sino también a otras condiciones ambientales desfavorables para el crecimiento de esta especie. De manera similar, en otros bivalvos se observaron alteraciones en las proporciones y el crecimiento como respuesta no solo a los sólidos totales en suspensión y la contaminación (Alexander, et al., 1994; Beninger, et al., 2008) sino también a cambios en la densidad poblacional, presión de depredación, tipo de sustrato, disponibilidad de comida y temperatura, entre otros (Marsden, et al., 1996; Sousa, et al., 2007; Peyer, et al., 2010). De hecho, varios de estos autores coinciden al reportar que el impacto de estas variables ambientales en la tasa de crecimiento daría como resultado alteraciones en las proporciones observadas.

Con respecto al efecto de los sólidos totales en suspensión, se ha demostrado experimentalmente el efecto de la carga de sedimentos sobre la capacidad filtradora de *L. fortunei* (Tokumon, et al., 2015), así como en otros bivalvos (Robinson, et al., 1984; Alexander, et al., 1994; Rosewarne, et al., 2014). En *L. fortunei*, la actividad filtradora cae un 50% cuando la concentración de sedimentos inorgánicos alcanza 1.0 g l^{-1} , y una caída más importante se produce a concentraciones mayores a 2 g l^{-1} , en comparación con lo observado a 0.1 g l^{-1} (Tokumon, et al., 2015). Es probable que estas caídas afecten significativamente la capacidad de obtener alimento y oxígeno, con las esperables consecuencias sobre el metabolismo y funcionamiento en general, y expliquen, junto a la presencia de otros posibles efectos, la ausencia de la especie en ambientes con alta carga de sedimentos. En concentraciones menores de sólidos en suspensión, como las observadas en las poblaciones estudiadas en Paolucci y otros (2014b), el mismo mecanismo podría impactar sobre la alimentación y afectar el crecimiento, pero no limitar la posibilidad de supervivencia. De forma similar, altas concentraciones de metales pesados (Cd, Cr, Ni, Cu, Pb, Zn, entre otros), anoxia extrema y otras condiciones propias de cuerpos altamente contaminados resultan letales para *L. fortunei* (Bálsamo Crespo, et al., 2020; Contardo-Jara, et al., 2009), mientras que niveles aparentemente menores de metales pesados y otros contaminantes producirían un efecto negativo sobre el crecimiento, con cambios en la morfometría (Bonel, et al., 2013) similares a los reportados por Paolucci y otros (2014b).

La disminución del área branquial relativa observada por Paolucci y otros (2014b) en ambientes con mayor carga de sedimentos, podría ser solo una consecuencia indirecta de las distintas tasas de crecimiento y la correspondiente alteración en las proporciones. Sin embargo, podría tener un impacto positivo en la supervivencia si esta menor superficie branquial minimiza la exposición al material en suspensión potencialmente dañino para las estructuras branquiales, como fue observado en otros bivalvos (Payne, et al., 1995; Drent, et al., 2004). De lo contrario, solo disminuiría la superficie de filtración, pudiendo afectar las funciones de alimentación y respiración, sin representar ventaja alguna. Por otro lado, es más probable que el aumento de la superficie de los palpos labiales observado en *L. fortunei* (Paolucci, et al., 2014a) represente una ventaja en determinados ambientes, dada la importancia de los palpos en la selección de alimento y descarte de material particulado también observado en otros organismos filtradores (Barillé, et al., 2000; Drent, et al., 2004; Dutertre, et al., 2009). Sin embargo, más

estudios son necesarios para confirmar si estas variaciones representan una ventaja adaptativa para *L. fortunei*, tal como fue reportado en otros bivalvos (Drent, et al., 2004); y si en definitiva contribuyen al éxito en el proceso de invasión, como fue sugerido para otras especies de bivalvos invasores (Payne, et al., 1995).

La relación positiva entre tasa metabólica y temperatura ambiental observada en *L. fortunei* (Paolucci, et al., 2019) evidencia una capacidad metabólica que permite incrementar la tasa metabólica (efecto Arrhenius), aumentando la obtención de energía, utilizada a su vez en otros procesos que también escalan con la temperatura. Estos procesos incluyen tasa de filtración (Sylvester, et al., 2005), desarrollo embrionario (Cataldo, et al., 2005), actividad reproductiva (Boltovskoy, et al., 2009b), crecimiento (Nakano, et al., 2015), y excreción (Fang y Xi-hui, 2005). Consecuentemente, las tasas de respiración y metabólicas variables en función de la temperatura permiten a estos organismos ajustar su metabolismo a fin de obtener la energía requerida para sobrevivir y llevar a cabo los distintos procesos en nuevos ambientes, mientras estén dentro de los límites térmicos de tolerancia. Esta capacidad resulta fundamental para expandir su rango de distribución hacia nuevos hábitats, incluyendo distintos ambientes tropicales y subtropicales de Sudamérica, alcanzando también Centroamérica y Norteamérica, tal como los distintos modelos han predicho (Oliveira, et al., 2015). Sin embargo, estos resultados también evidencian la cercanía del límite de tolerancia térmica de esta especie; especialmente al analizar los datos a 26 °C y en su comparación con datos obtenidos a 30 °C, donde los valores de tasa metabólica no aumentan sino que parecen disminuir levemente -cerca de un 25%- para una temperatura mayor (30 °C). Esto podría ser indicio de una falta de respuesta metabólica a los cambios térmicos dentro de este rango de temperaturas, lo cual fue señalado como un indicio que marca el umbral térmico superior de una especie (Schulte, 2015), o que las poblaciones poseen nichos térmicos diferenciados (Deutsch, et al., 2015).

Es interesante destacar que, aunque se ha estudiado la estructura genética poblacional de esta especie en Sudamérica (Zhan, et al., 2012), y que en comparación con aquellas poblaciones de Asia mostró una relativamente alta diversidad (Ghabooli, et al., 2013), no se halló hasta el momento -como se mencionó previamente- correlación alguna con las variables morfológicas estudiadas como las proporciones ancho-largo o ancho-alto o el área branquial (Paolucci, et al., 2014b). Aunque esto podría depender del tipo de marcador molecular usado, las evidencias sugieren que la variabilidad morfológica observada en estas variables podría ser producto de la plasticidad fenotípica de esta especie. Más estudios son necesarios para confirmar que dicha variabilidad es expresada independientemente del genotipo de los organismos para estas variables (proporciones ancho-largo o ancho-alto y área branquial relativa), y para otras variables morfológicas sobre las que no se ha realizado ningún análisis. Estudios sobre el genoma para esta especie también han dado evidencias de una significativa plasticidad metabólica en respuesta a condiciones extremas (Uliano-Silva, et al., 2015). En particular, se ha reportado una expansión en la cantidad de genes de la familia enzimática HSP70 (Uliano-Silva, et al., 2015), los cuales se han asociado a plasticidad en los límites térmicos para otro bivalvo invasor como *Crassostrea gigas* (Hamdoun, et al., 2003).

AGRADECIMIENTOS

A Ernesto Brugnoli Oliveira e Iván González-Bergonzoni por la invitación a participar en esta publicación. A Demetrio Boltovskoy por su asistencia en la realización de las figuras. A Leila Ron, Sharon Lackie y Fabian Tricarico por la asistencia en la toma de micrografías electrónicas.

REFERENCIAS

- Alexander, J.E., Thorp, J.H. y Fell, R.D., 1994. Turbidity and temperature effects on oxygen consumption in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). En: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(1), pp.179-184.
- Andrade, J.T.M., Cordeiro, N.I.S., Montresor, L.C., Luz, D.M.R., Luz, R.C.R., Martinez, C.B., Pinheiro, J., Paglia, A.P. y Vidigal, T.H.D.A., 2018. Effect of temperature on behavior, glycogen content, and mortality in *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae). En: *Journal of Limnology*, 77(2), pp.189-198. doi: <https://www.doi.org/10.4081/jlimnol.2017.1658>
- Angonesi, L.G., Da Rosa, N.G. y Bemvenuti, C.E., 2008. Tolerance to salinities shocks of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* under experimental conditions. En: *Iheringia (Série Zoologia)*, 98, pp.66-69.
- Anónimo, 2019. El Cadillal, en alerta por la invasión y expansión de mejillones dorados [En línea]. En: *Revista Contexto de Tucumán*. [Consulta: 1 de setiembre de 2020]. Disponible en: <https://www.contextotucuman.com/nota/174455/el-cadillal-en-alerta-por-la-invasion-y-expansion-de-mejillones-dorados.html>
- Bálsamo Crespo, E., Pereyra, P.J., Silvestro, A., Hidalgo, K. y Bulus Rossini, G., 2020. Acute Toxicity of Cd²⁺, Cr⁶⁺, and Ni²⁺ to the Golden Mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857). En: *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. doi: <https://www.doi.org/10.1007/s00128-020-02854-5>
- Barbosa, F.G. y Melo, A.S., 2009. Modelo preditivo de sobrevivência do Mexilhão Dourado (*Limnoperna fortunei*) em relação a variações de salinidade na Laguna dos Patos, RS, Brasil. En: *Biota Neotrop*, 9(3), pp.407-412.
- Barbosa, N.P.U., Silva, F.A., De Oliveira, M.D., Neto, M.a.D.S., De Carvalho, M.D. y Cardoso, A.V., 2016. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae): first record in the São Francisco River basin, Brazil. En: *Check List*, 12(1), pp.1846. doi: <https://www.doi.org/10.15560/12.1.1846>
- Barillé, L., Haure, J., Cognie, B. y Leroy, A., 2000. Variations in pallial organs and eulatero-frontal cirri in response to high particulate matter concentrations in the oyster *Crassostrea gigas*. En: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(4), pp.837-843. doi: <https://www.doi.org/10.1139/f00-012>

- Barrento, S., Lupatsch, I., Keay, A. y Christophersen, G., 2013. Metabolic rate of blue mussels (*Mytilus edulis*) under varying post-harvest holding conditions. En: *Aquatic Living Resources*, 26(3), pp.241-247.
doi: <https://www.doi.org/10.1051/alr/2013050>
- Beninger, P.G., Valdizan, A., Decottignies, P. y Cognie, B., 2008. Impact of seston characteristics on qualitative particle selection sites and efficiencies in the pseudolamellibranch bivalve *Crassostrea gigas*. En: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 360(1), pp.9-14.
doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2008.03.003>
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U. y Richardson, D.M., 2011. A proposed unified framework for biological invasions. En: *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7), pp.333-339.
doi: <https://www.doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>.
- Boltovskoy, D., Correa, N., Cataldo, D. y Sylvester, F., 2006. Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. En: *Biological Invasions*, 8(4), pp.947-963.
doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10530-005-5107-z>.
- Boltovskoy, D., Correa, N.M., Burlakova, L.E., Karatayev, A.Y., Thuesen, E.V., Sylvester, F. y Paolucci, E.M., 2020. Traits and impacts of introduced species: a quantitative review of meta-analyses. En: *Hydrobiologia*.
doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10750-020-04378-9>.
- Boltovskoy, D., Karatayev, A., Burlakova, L., Cataldo, D., Karatayev, V., Sylvester, F. y Mariñelarena, A., 2009a. Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. En: *Hydrobiologia*, 636(1), pp.271-284. doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10750-009-9956-9>.
- Boltovskoy, D., Sylvester, F., Otaegui, A., Leites, V. y Cataldo, D.H., 2009b. Environmental modulation of reproductive activity of the invasive mussel *Limnoperna fortunei*: implications for antifouling strategies. En: *Austral Ecology*, 34(7), pp.719-730. doi: <https://www.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.01974.x>.
- Bonel, N., Solari, L.C. y 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. En: *Malacologia*, 56(1-2), pp.43-58. doi: <https://www.doi.org/10.4002/040.056.0203>
- Borges, P.D., Ludwig, S. y Boeger, W.A., 2017. Testing hypotheses on the origin and dispersion of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) in the Iguassu River (Paraná, Brazil): molecular markers in larvae and adults. En: *Limnology*, pp.31-39. doi:<https://www.doi.org/10.1007/s10201-016-0485-8>

- Cataldo, D., Boltovskoy, D. y Pose, M., 2003. Toxicity of chlorine and three nonoxidizing molluscicides to the pest mussel *Limnoperna fortunei*. En: Journal of the American Water Works Association, 95, pp.66-78.
- Cataldo, D., 2015. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with adult fishes. En: Boltovskoy, D., ed., 2015. *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Cham: Springer. pp.231-248.
- Cataldo, D., Boltovskoy, D., Hermosa, J.L. y Canzi, C., 2005. Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (bivalvia: mytilidae). En: *Journal of Molluscan Studies*, 71(1), pp.41-46.
doi: <https://www.doi.org/10.1093/mollus/eyi005>.
- Contardo-Jara, V., Galanti, L.N., Amé, M.V., Monferrán, M.V., Wunderlin, D.A. y Wiegand, C., 2009. Biotransformation and antioxidant enzymes of *Limnoperna fortunei* detect site impact in watercourses of Córdoba, Argentina. En: *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 72(7), pp.1871-1880.
doi: <https://www.doi.org/10.1016/j.ecoenv.2009.07.001>.
- Cordeiro, N.I.S., Andrade, J.T.M., Montresor, L.C., Luz, D.M.R., Araújo, J.M., Martinez, C.B., Pinheiro, J. y Vidigal, T.H.D.A., 2017. Physiological response of invasive mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) submitted to transport and experimental conditions. En: *Brazilian Journal of Biology*, 77(1), pp.191-198.
- Cordeiro, N.I.S., Andrade, J.T.M., Montresor, L.C., Luz, D.M.R., Martinez, C.B., Darrigran, G., Pinheiro, J. y Vidigal, T.H.D.A., 2016. Effect of starvation and subsequent feeding on glycogen concentration, behavior and mortality in the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae). En: *Journal of Limnology*. doi: <https://www.doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1465>
- Correa, N., Sardiña, P., Perepelizin, P.V. y Boltovskoy, D., 2015. *Limnoperna fortunei* colonies: structure, distribution and dynamics. En: Boltovskoy, D., ed., 2015. *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Cham: Springer. pp.119-143.
- Darrigran, G., Damborenea, C., Drago, E.C., Ezcurra De Drago, I. y Paira, A., 2011. Environmental factors restrict the invasion process of *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) in the Neotropical region: a case study from the Andean tributaries. En: *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 47(3), pp.221-229. doi: <https://www.doi.org/10.1051/limn/2011025>
- Darrigran, G.A. y Pastorino, G., 1995. The recent introduction of a freshwater Asiatic bivalve, *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) into South America. En: *The Veliger*, 38, pp.171-175.

- Darrigran, G.A. y Pastorino, G., 2004. Distribution of the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), (Bivalvia: Mytilidae [Mytilidae]) after 10 years invading America. En: *Journal of Conchology, Special Publication*, 3, pp.95-101.
- David, J.a.D.O. y Fontanetti, C.S., 2005. Surface morphology of *Mytella falcata* gill filaments from three regions of the Santos Estuary. En: *Braz J Morphol Sci*, 22(4), pp.203-210.
- Davidson, A.M., Jennions, M. y Nicotra, A.B., 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. En: *Ecology Letters*, 14(4), pp.419-431.
doi: <https://www.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01596.x>.
- Deaton, L.E., Derby, J.G.S., Subhedar, N. y Greenberg, M.J., 1989. Osmoregulation and salinity tolerance in two species of bivalve mollusc: *Limnoperna fortunei* and *Mytilopsis leucophaeta*. En: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 133(1-2), pp.67-79.
doi: [https://www.doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90158-5](https://www.doi.org/10.1016/0022-0981(89)90158-5)
- Deutsch, C., Ferrel, A., Seibel, B., Pörtner, H.-O. y Huey, R.B., 2015. Climate change tightens a metabolic constraint on marine habitats. En: *Science*, 348(6239), pp.1132-1135. doi: <https://www.doi.org/10.1126/science.aaa1605>.
- Dillon, R.T., 2000. *The ecology of freshwater molluscs*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dinesen, G.E. y Morton, B., 2014. Review of the functional morphology, biology and perturbation impacts on the boreal, habitat-forming horse mussel *Modiolus modiolus* (Bivalvia: Mytilidae: Modiolinae). En: *Marine Biology Research*, 10(9), pp.845-870. doi: <https://www.doi.org/10.1080/17451000.2013.866250>
- Drent, J., Luttikhuisen, P.C. y Piersma, T., 2004. Morphological dynamics in the foraging apparatus of a deposit feeding marine bivalve: phenotypic plasticity and heritable effects. En: *Functional Ecology*, 18, pp.349-356.
- Drown, D.M., Levri, E.P. y Dybdahl, M.F., 2011. Invasive genotypes are opportunistic specialists not general purpose genotypes. En: *Evolutionary Applications*, 4(1), pp.132-143. doi: <https://www.doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00149.x>.
- Dutertre, M., Barillé, L., Beninger, P.G., Rosa, P. y Gruet, Y., 2009. Variations in the pallial organ sizes of the invasive oyster, *Crassostrea gigas*, along an extreme turbidity gradient. En: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(3), pp.431-436.
doi: <https://www.doi.org/10.1016/j.ecss.2009.09.007>

- Fang, G. y Xi-Hui, Z., 2005. Research on the oxygen consumption and ammonia excretion of invasive mussel *Limnoperna fortunei* in raw water transport pipeline. En: *Water & Wastewater Engineering*, 31(11), pp.23-26.
- Fanslow, D.L., Nalepa, T.F. y Johengen, T.H., 2001. Seasonal changes in the respiratory electron transport system (ETS) and respiration of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* in Saginaw Bay, Lake Huron. En: *Hydrobiologia*, 448, pp.61-70. doi: <https://www.doi.org/10.1023/a:1017582119098>
- Frehse, F.A., De Andrade, P.D.B. y Vitule, J.R.S., 2018. Absence of the invasive golden mussel in a reservoir near Curitiba, Brazil: A possible case of invasion failure. En: *Neotropical Biology and Conservation*, 13(1), pp.86-89. doi: <https://www.doi.org/10.4013/nbc.2018.131.10>
- Ghabooli, S., Zhan, A., Sardiña, P., Paolucci, E., Sylvester, F., Perepelizin, P.V., Briski, E., Cristescu, M.E. y Macisaac, H.J., 2013. Genetic diversity in introduced golden mussel populations corresponds to vector activity. En: *PLoS ONE*, 8(3), pp.e59328. doi: <https://www.doi.org/10.1371/journal.pone.0059328>
- González-Bergonzoni, I., Silva, I., Teixeira De Mello, F., D'anatro, A., Boccardi, L., Stebniki, S., Brugnoli, E., Tesitore, G., Vidal, N., Naya, D.E. y Britton, R., 2020. Evaluating the role of predatory fish controlling the invasion of the Asian golden mussel *Limnoperna fortunei* in a subtropical river. En: *Journal of Applied Ecology*, 57(4), pp.717-728. doi: <https://www.doi.org/10.1111/1365-2664.13573>
- Gregory, M.A., George, R.C., Marshall, D.J., Anandraj, A. y Mcclurg, T.P., 1999. The effects of mercury exposure on the surface morphology of gill filaments in *Perna perna* (Mollusca: Bivalvia). En: *Marine Pollution Bulletin*, 39(1-12), pp.116-121. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X\(99\)00119-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00119-8)
- Hamdoun, A.M., Cheney, D.P. y Cherr, G.N., 2003. Phenotypic plasticity of HSP70 and HSP70 gene expression in the pacific oyster (*Crassostrea gigas*): implications for thermal limits and induction of thermal tolerance. En: *The Biological Bulletin*, 205(2), pp.160-169. doi: <https://www.doi.org/10.2307/1543236>
- Jørgensen, C.B., 1990. *Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology*. Fredensborg: Olsen & Olsen.
- Karatayev, A.Y., Boltovskoy, D., Burlakova, L.E. y Padilla, D.K., 2015. Parallels and contrasts between *Limnoperna fortunei* and species of *Dreissena*. En: Boltovskoy, D., ed., 2015. *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Cham: Springer. pp.261-297.
- Kelley, A.L., 2014. The role thermal physiology plays in species invasion. En: *Conservation physiology*, 2(1), pp.cou045. <https://doi.org/10.1093/conphys/cou045>

- Lei, J., Payne, B.S. y Wang, S.Y., 1996. Filtration dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. En: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(1), pp.29-37.
- Levri, E.P., Krist, A.C., Bilka, R. y Dybdahl, M.F., 2014. Phenotypic plasticity of the introduced New Zealand Mud Snail, *Potamopyrgus antipodarum*, compared to sympatric native snails. En: *PLoS ONE*, 9(4), pp.e93985.
doi: <https://www.doi.org/10.1371/journal.pone.0093985>.
- Lockwood, J.L., Cassey, P. y Blackburn, T.M., 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. En: *Diversity and Distributions*, 15(5), pp.904-910.
doi: <https://www.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x>
- Manske Nunes, S., Josende, M.E., González-Durruthy, M., Pires Ruas, C., Gelesky, M.A., Romano, L.A., Fattorini, D., Regoli, F., Monserrat, J.M. y Ventura-Lima, J., 2018. Different crystalline forms of titanium dioxide nanomaterial (rutile and anatase) can influence the toxicity of copper in golden mussel *Limnoperna fortunei*? En: *Aquatic Toxicology*, 205, pp.182-192.
doi: <https://www.doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.10.009>
- Mariñelarena, A., Mac Donagh, M.E., Donadelli, J. y Casco, M.A., 2016. Un caso inusual de eutrofización en el Embalse Río Tercero: el posible rol de dos bioinvasores. En: *Biología Acuática*, 31, pp.10-18.
- Marsden, E.J., Spidle, A.P. y May, B., 1996. Review of genetic studies of dreissena spp. En: *American Zoologist*, 36(3), pp.259-270.
- Mclachlan, A., Jaramillo, E., Defeo, O., Dugan, J., De Ruyck, A. y Coetzee, P., 1995. Adaptations of bivalves to different beach types. En: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187(2), pp.147-160.
doi: [https://www.doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)00176-E](https://www.doi.org/10.1016/0022-0981(94)00176-E)
- Medler, S. y Silverman, H., 1997. Functional organization of intrinsic gill muscles in zebra mussels, *Dreissena polymorpha* (Mollusca: Bivalvia), and response to transmitters in vitro. En: *Invertebrate Biology*, 116(3), pp.200-212.
- Medler, S., Thompson, C.C., Dietz, T.H. y Silverman, H., 1999. Ionic effects on intrinsic gill muscles in the freshwater bivalve, *Dreissena polymorpha*. En: *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. Molecular and Integrative Physiology*, 122(2), pp.163-172.
doi: [https://www.doi.org/10.1016/s1095-6433\(98\)10161-7](https://www.doi.org/10.1016/s1095-6433(98)10161-7)
- Mongi, C., 2019. *Mejillón dorado: ¿una plaga en retirada en los lagos cordobeses?* [En línea]. Córdoba: La Voz. [Consulta: 01 de agosto de 2020]. Disponible en: <https://www.lavoz.com.ar/ciudadanos/mejillon-dorado-una-plaga-en-retirada-en-lagos-cordobeses>

- Montalto, L. y Rojas Molina, F., 2014. Byssal hairs in the invasive Asian freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) in the Paraná River system with comments on this species in South America. En: *Molluscan Research*, 34(2), pp.127-138. doi: <https://www.doi.org/10.1080/13235818.2014.888981>
- Morton, B., 1973. Some aspects of the biology and functional morphology of the organs of feeding and digestion of *Limnoperna fortunei* (Dunker) (Bivalvia: Mytilacea). En: *Malacologia*, 12(2), pp.265-281.
- Morton, B., 2015. The biology and anatomy of *Limnoperna fortunei*, a significant freshwater bioinvader: blueprints for success. En: Boltovskoy, D., ed., 2015. *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Cham: Springer. pp.3-41.
- Nakano, D., Kobayashi, T. y Sakaguchi, I., 2010. Predation and depth effects on abundance and size distribution of an invasive bivalve, the golden mussel *Limnoperna fortunei*, in a dam reservoir. En: *Limnology*, 11(3), pp.259-266. doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10201-010-0314-4>
- Nakano, D., Kobayashi, T. y Sakaguchi, I., 2015. Population dynamics and growth of *Limnoperna fortunei*. En: Boltovskoy, D., ed., 2015. *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Cham: Springer. pp.105-118.
- Ockelmann, K.W., 1983. Descriptions of mytilid species and definition of the Dacrydiinae n. subfam. (Mytilacea-Bivalvia). En: *Ophelia*, 22(1), pp.81-123. doi: <https://www.doi.org/10.1080/00785326.1983.10427225>
- Ockelmann, K.W. y Dinesen, Grete, 2009. Systematic relationship of the genus *Adula* and its descent from a Mytilus-like ancestor (Bivalvia, Mytilidae, Mytilinae). En: *Steenstrupia*, 30, pp.141-152.
- Oliveira, M.D., Calheiros, D.F., Jacobi, C.M. y Hamilton, S.K., 2011. Abiotic factors controlling the establishment and abundance of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei*. En: *Biological Invasions*, 13(3), pp.717-729. doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10530-010-9862-0>
- Oliveira, M.D., Campos, M.C., Paolucci, E.M., Mansur, M.C. y Hamilton, S.K., 2015. Colonization and spread of *Limnoperna fortunei* in South America. En: Boltovskoy, D., ed., 2015. *Limnoperna fortunei: The ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Nueva York: Springer International Publishing. pp.333-355.
- Oliveira, M.D., Hamilton, S.K., Calheiros, D.F. y Jacobi, C.M., 2010. Oxygen depletion events control the invasive golden mussel (*Limnoperna fortunei*) in a tropical floodplain. En: *Wetlands*, 30, pp.705-716.

- Paolucci, E.M., Almada, P., Cataldo, D.H. y Boltovskoy, D., 2015. Native fish larvae take advantage of introduced mussel larvae: field evidence of feeding preferences on veligers of the introduced freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. En: *Hydrobiologia*, 745(1), pp.211-224.
doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10750-014-2108-x>.
- Paolucci, E.M., Cataldo, D.H. y Boltovskoy, D., 2010. Prey selection by larvae of *Prochilodus lineatus* (Pisces: Curimatidae): Indigenous zooplankton versus veligers of the introduced bivalve *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mitilidae). En: *Aquatic Ecology*, 44(1), pp.255-267. doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10452-009-9263-6>.
- Paolucci, E.M., Cataldo, D.H., Fuentes, C.M. y Boltovskoy, D., 2007. Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) in the diet of fish larvae in the Paraná River, Argentina. En: *Hydrobiologia*, 589(1), pp.219-233.
doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10750-007-0734-2>.
- Paolucci, E.M., Leites, V., Cataldo, D.H. y Boltovskoy, D., 2017. Veligers of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* in the diet of indigenous fish larvae in a eutrophic subtropical reservoir. En: *Austral Ecology*, 42(7), pp.759-771.
doi: <https://www.doi.org/10.1111/aec.12493>.
- Paolucci, E.M., Oliveira, M.D., Sardiña, P., Sylvester, F., Ron, L., Mutti, L. y Macisaac, H.J., 2014a. Phenotypic plasticity in an alien invasive mussel across a gradient of their limiting factors in South America. En: *Biología Acuática*, 29, pp.285.
- Paolucci, E.M., Ron, L. y Thuesen, E., 2019. Respuesta metabólica a cambios de temperatura en el molusco invasor *Limnoperna fortunei* [En línea]. En: Asociación Argentina de Malacología. *3er Congreso Argentino de Malacología*. Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina (4-6 de diciembre de 2019). Buenos Aires: Asociación Argentina de Malacología.[Consulta: 01 de agosto de 2020]. Disponible en: https://www.conicet.gov.ar/new_scp/detalle.php?keywords=&id=42607&congresos=yes&detalles=yes&congr_id=8424218
- Paolucci, E.M., Sardiña, P., Sylvester, F., Perepelizin, P.V., Zhan, A., Ghabooli, S., Cristescu, M.E., Oliveira, M.D. y Macisaac, H.J., 2014b. Morphological and genetic variability in an alien invasive mussel across an environmental gradient in South America. En: *Limnology and Oceanography*, 59(2), pp.400-412.
doi: <https://www.doi.org/10.4319/lo.2014.59.2.0400>.
- Paolucci, E.M. y Thuesen, E.V., 2015. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with larval fishes. En: Boltovskoy, D., ed., 2015. *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Berlín: Springer International Publishing, pp.211-229.

- Paolucci, E.M. y Thuesen, E.V., 2020. Effects of osmotic and thermal shock on the invasive aquatic mudsnail *Potamopyrgus antipodarum*: mortality and physiology under stressful conditions. En: *NeoBiota*, 54, pp.1-22. doi: <https://www.doi.org/10.3897/neobiota.54.39465>.
- Payne, B.S., Lei, J., Miller, A.C. y Hubertz, E.D., 1995. Adaptative variation in palp and gill size in zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clam (*Corbicula fluminea*). En: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, pp.1130-1134.
- Pessotto, M.A. y Nogueira, M.G., 2018. More than two decades after the introduction of *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) in La Plata Basin. En: *Brazilian Journal of Biology*, 78(4), pp.773-784. doi: <https://www.doi.org/10.1590/1519-6984.180789>
- Pestana, D., Ostrensky, A., Tschá, M.K. y Boeger, W.A., 2010. Prospecção do molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) nos principais corpos hídricos do estado do Paraná, Brasil. En: *Papeis Avulsos de Zoologia*, 50, pp.553-559.
- Peyer, S.M., Hermanson, J.C. y Lee, C.E., 2010. Developmental plasticity of shell morphology of quagga mussels from shallow and deep-water habitats of the Great Lakes. En: *Journal of Experimental Biology*, 213(15), pp.2602-2609. doi: <https://www.doi.org/10.1242/jeb.042549>
- Rabushko, V.I., Slynko, Y.V. y Slynko, E.E., 2020. Adaptive strategy of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) in the invasive population of the Black Sea. En: *Biosystems Diversity*, 28(1), pp.48-52. doi: <https://www.doi.org/10.15421/012008>.
- Reati, G.J., Florín, M., Fernández, G.J. y Montes, C., 1996. The Laguna de Mar Chiquita (Córdoba, Argentina): A little known, secularly fluctuating, saline lake. En: *International Journal of Salt Lake Research*, 5(3), pp.187-219. doi: <https://www.doi.org/10.1007/bf01997137>.
- Robinson, W.E., Wehling, W.E. y Morse, M.P., 1984. The effect of suspended clay on feeding and digestive efficiency of the surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn). En: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74(1), pp.1-12. doi: [https://www.doi.org/10.1016/0022-0981\(84\)90034-0](https://www.doi.org/10.1016/0022-0981(84)90034-0)
- Rosewarne, P.J., Svendsen, J.C., Mortimer, R.J.G. y Dunn, A.M., 2014. Muddied waters: suspended sediment impacts on gill structure and aerobic scope in an endangered native and an invasive freshwater crayfish. En: *Hydrobiologia*, 722(1), pp.61-74. doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10750-013-1675-6>
- Sax, D., Stachowicz, J., Brown, J., Bruno, J., Dawson, M., Gaines, S., Grosberg, R., Hastings, A., Holt, R. y Mayfield, M., 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. En: *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9), pp.465-471. doi: <https://www.doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.009>.

- Schulte, P.M., 2015. The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. En: *The Journal of Experimental Biology*, 218(12), pp.1856. doi: <https://www.doi.org/10.1242/jeb.118851>.
- Scott, K.M., 2005. Allometry of gill weights, gill surface areas, and foot biomass $\delta^{13}\text{C}$ values of the chemoautotroph–bivalve symbiosis *Solemya velum*. En: *Marine Biology*, 147(4), pp.935-941. doi: <https://www.doi.org/10.1007/s00227-005-1630-9>
- Senske, W.F.K., Reigada, Á.L.D., Paes De Carli, B., Milena Ramires y Rotundo, M.M., 2019. Registro de invertebrados bioinvasores no Complexo baía-estuário de Santos, São Vicente e Canal de Bertioga, SP, Brasil [En línea]. En: *Anais do Encontro Nacional de Pós-Graduação*, VIII ENPG, 3, pp.99-103. [Consulta: 01 de agosto de 2020]. Disponible en: <https://periodicos.unisanta.br/index.php/ENPG/article/view/2101>
- Soares, A.G., Callahan, R.K. y Ruyck, A.M.C.D., 1998. Microevolution and phenotypic plasticity in *Donax serra* Roding (Bivalvia: Donacidae) on high energy sandy beaches. En: *Journal of Molluscan Studies*, 64(4), pp.407-421. doi: <https://www.doi.org/10.1093/mollus/64.4.407>
- Sousa, R., Freire, R., Rufino, M., Méndez, J., Gaspar, M., Antunes, C. y Guilhermino, L., 2007. Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in two Portuguese estuaries. En: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(1-2), pp.166-174. doi: <https://www.doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.011>
- Strayer D.L., D'antonio, C.M., Essl, F., Fowler, M.S., Geist, J., Hilt, S., Jarić, I., Jöhnk, K., Jones, C.G., Lambin, X., Latzka, A.W., Pergl, J., Pyšek, P., Robertson, P., Von Schmalensee, M., Stefansson, R.A., Wright, J., Jeschke, J.M. y Early, R., 2017. Boom-bust dynamics in biological invasions: towards an improved application of the concept. En: *Ecology Letters*, 20(10), pp.1337-1350. <https://doi.org/10.1111/ele.12822>
- Sylvester, F., Boltovskoy, D. y Cataldo, D.H., 2007. 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. En: *Austral Ecology*, 32(4), pp.403-415. doi: <https://www.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01707.x>
- Sylvester, F., Cataldo, D., Notaro, C. y Boltovskoy, D., 2013. Fluctuating salinity improves survival of the invasive freshwater golden mussel at high salinity: implications for the introduction of aquatic species through estuarine ports. En: *Biological Invasions*, 15, pp.1355–1366. doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10530-012-0373-z>

- Sylvester, F., Dorado, J., Boltovskoy, D., Juárez, Á. y Cataldo, D., 2005. Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of Size and Temperature. En: *Hydrobiologia*, 534(1-3), pp.71-80.
doi: <https://www.doi.org/10.1007/s10750-004-1322-3>
- Takeda, A.M., Mansur, M.C.D., Fujita, D.S. y Bibian, J.P.M., 2003. Occurrence of an invasive species, the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), in two small reservoirs near Curitiba, PR. En: *Acta Biologica Leopoldensia*, 25, pp.251-254.
- Tokumon, R., Cataldo, D. y Boltovskoy, D., 2015. Effects of suspended inorganic matter on filtration and grazing rates of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytiloidea). En: *Journal of Molluscan Studies*, (82)1.
doi: <https://www.doi.org/10.1093/mollus/eyv024>
- Tyner, E.H., Bootsma, H.A. y Lafrancois, B.M., 2015. Dreissenid metabolism and ecosystem-scale effects as revealed by oxygen consumption. En: *Journal of Great Lakes Research*, 41, pp.27-37. doi: <https://www.doi.org/10.1016/j.jglr.2015.05.009>
- Uliano-Silva, M., Américo, J.A., Brindeiro, R., Dondero, F., Prosdocimi, F. y Rebelo, M.F., 2015. The genetics of the Golden Mussel (*Limnoperna fortunei*): are genes related to invasiveness? En: Boltovskoy, D., ed., 2015. *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Cham: Springer. pp.67-75.
- Uliano-Silva, M., Fernandes, F.F.C.F., De Holanda, I.B.B. y Rebelo, M.F., 2013. Invasive species as a threat to biodiversity: The golden mussel *Limnoperna fortunei* approaching the Amazon River basin. En: Allodi, S., ed., 2013. *Exploring themes on aquatic toxicology*. Kerala: Research Signpost.
- Zhan, A., Perepelizin, P.V., Ghabooli, S., Paolucci, E., Sylvester, F., Sardina, P., Cristescu, M.E. y Macisaac, H.J., 2012. Scale-dependent post-establishment spread and genetic diversity in an invading mollusc in South America. En: *Diversity and Distributions*, 18(10), pp.1042-1055. doi: <https://www.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00894.x>