



División Zoología Invertebrados  
**Serie Didáctica N° 3**  
SECCIÓN MALACOLOGÍA  
Marzo de 2016

Serie Didáctica n°3

SECCIÓN MALACOLOGÍA

División Zoología Invertebrados, FCNyM-UNLP

## ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN UNIONOIDEOS

Luciana Cao<sup>1,2</sup>, Cristina Damborenea<sup>1,3,4</sup> y Gustavo Darrigran<sup>1,3,5 y 6</sup>



Fotografía: Luciana Cao

<sup>1</sup> División Zoología Invertebrados, Museo de La Plata, FCNyM – UNLP. Paseo del Bosque s/n°, CP 1900, La Plata, Bs. As., Argentina.

<sup>2</sup> Becaria Doctoral CONICET.

<sup>3</sup> Investigador/a CONICET.

<sup>4</sup> Cátedra Zoología Invertebrados I, FCNyM-UNLP.

<sup>5</sup> Cátedra Malacología, FCNyM-UNLP.

<sup>6</sup> Cátedra Biología de Invertebrados, FaHCE-UNLP.

El objetivo de esta contribución es exponer, a modo de breve reseña, las particularidades del ciclo de vida, estrategias reproductivas y desarrollo de las almejas de agua dulce del orden Unionoida (Mollusca: Bivalvia), así como la importancia de estos conocimientos para la conservación del grupo.

### Diversidad y Distribución

Los bivalvos de agua dulce incluyen un gran número de especies pertenecientes a diversos grupos taxonómicos. Entre ellos podemos mencionar los corbicúlidos (familia Corbiculidae), los esféridos (familia Sphaeriidae), el mejillón dorado *Limnoperna fortunei* y el mejillón zebra *Dreissena polymorpha*, entre otros. Sin embargo, uno de los grupos dulceacuícolas más extensos y diversos es el de los **Unionoida (=Unioniformes) o unionoideos**. Comúnmente se los conoce como “náyades” o “almejas nacaríferas” y comprende más de 800 especies (Graf y Cummings, 2006).

La **EVOLUCIÓN** de los unionoideos, así como la agrupación de las familias y la taxonomía dentro de cada una de ellas, son temas que están en continuo debate entre los investigadores del grupo (Bogan, 2008; Cummings y Graf, 2015). Sin embargo, hay algunos puntos en los que la mayoría de ellos concuerdan:

- 1) Su origen se remonta al límite Paleozoico/Triásico (Bogan y Roe, 2008).
- 2) Las familias conforman un grupo monofilético\* (Graf y Cummings, 2006, Whelan et al., 2011).
- 3) El antecesor más probable es un bivalvo marino de la familia Trigonidae, similar al género *Neotrigonia* Cossmann, 1912 (Graf y Cummings, 2006, Whelan et al., 2011).

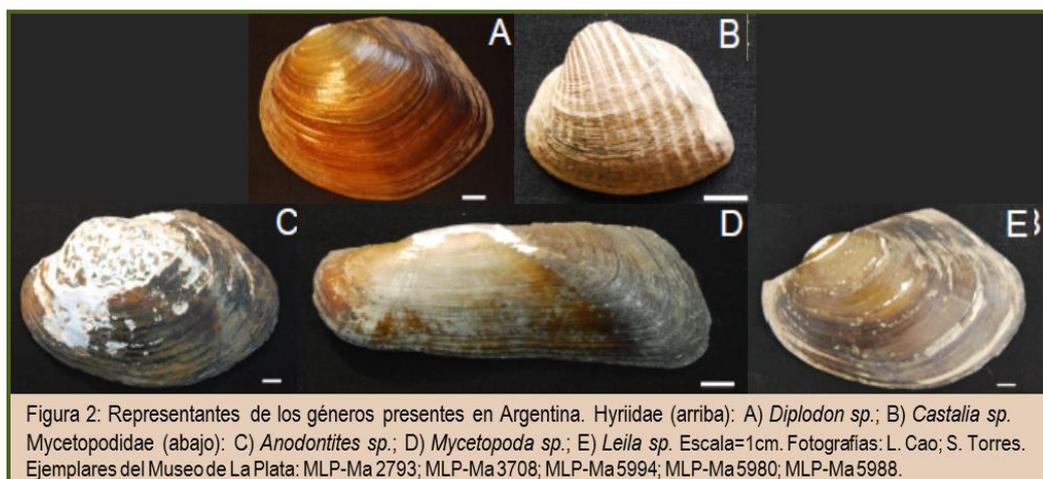
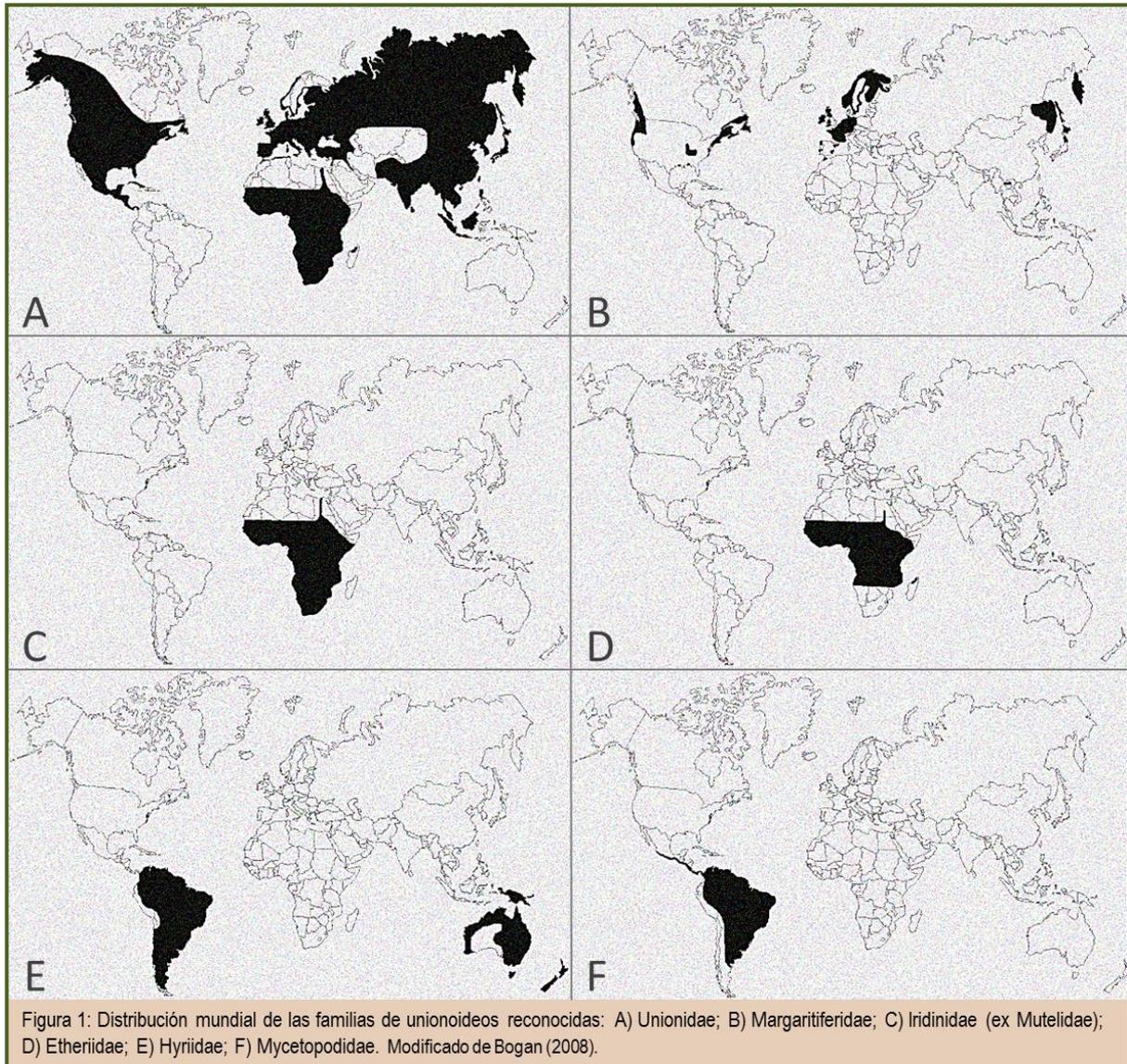
En América del Sur, los registros fósiles más antiguos corresponden al Plioceno para la familia Hyriidae y al Mioceno para los Mycetopodidae (Gordillo, 2010). Parodiz y Bonetto (1963) notan una clara diferencia entre la evolución de las especies de la Cuenca del Plata (más similares a la fauna amazónica) y las especies de la región andina (más relacionadas con las especies de América del Norte).

\*Se dice de aquellos grupos que incluyen a todos los taxones que descienden de un ancestro común; un grupo monofilético se diagnostica por la presencia de caracteres derivados comunes a todos sus miembros (Crisci et al., 2000).

Según Parodiz y Bonetto (1963) y Bogan (2008), dentro de los Unionoida podemos agrupar a las náyades en 6 familias: Unionidae, Margaritiferidae, Iridinidae (ex Mutelidae), Etheriidae, Hyriidae y Mycetopodidae (**Figura 1**). Las últimas dos familias mencionadas están representadas en Argentina, ocupando principalmente dos regiones hidrográficas (Bonetto, 1961; Torres et al., 2015):

- La cuenca parano-platense (río Paraná, río Uruguay, Río de la Plata y afluentes).
- El oeste de la Patagonia, hasta el norte de la Provincia de Chubut (zona de lagos).

Los géneros que se encuentran en Argentina dentro de la familia Hyriidae son *Diplodon* y *Castalia* (**Figuras 2A y 2B**). La familia Mycetopodidae está representada en Argentina por los géneros *Anodontites*, *Mycetopoda*, *Monocondylaea*, *Fossula* y *Leila* (Pereira et al., 2013). (**Figura 2C, 2D y 2E**).



## Situación ambiental

En las últimas décadas, el interés por el estudio de los unionoideos ha aumentado a nivel mundial, debido a la rápida extinción de especies y a la disminución del tamaño de sus poblaciones. (Bogan, 2008). En Argentina, la extracción comercial de almejas nacaríferas que se realizó a partir de la década del '50, produjo una importante reducción del número de ejemplares (Ver Recuadro). Luego el interés comercial disminuyó debido al reemplazo del nácar por materiales como el plástico (Darrigran, 2013).

Según distintos autores, como por ejemplo Bogan (1993) y Williams et al. (1993), existen varios factores que afectan a su situación ecológica:

- La contaminación y la modificación de los cursos de agua reducen la posibilidad de asentamiento de las especies acuáticas (Paschoal et al., 2015).
- La competencia con especies exóticas mejor adaptadas a ambientes alterados por las actividades humanas (Darrigran y Damborenea, 2011).
- La complejidad de su ciclo de vida depende de una delicada estructura a nivel de ecosistema.

Sin embargo, no todas las especies de unionoideos se encuentran en riesgo de extinción. Un ejemplo de ello es el caso de la almeja *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (familia Unionidae) (Figura 3). Esta especie, originaria del este de Asia, ha expandido su distribución en esa región y ha logrado establecerse en casi toda Europa y parte de América Central. Al parecer, la introducción en estos países ocurrió involuntariamente y estuvo relacionada con la introducción de peces para piscicultura. Aunque todavía es un tema discutido, se sospecha que la presencia de esta especie podría tener efectos negativos sobre las poblaciones de bivalvos nativos en Europa (Adam, 2010).

La **EXTRACCIÓN** de almejas nacaríferas y la apreciación de su nácar se remontan a las primeras poblaciones humanas. En general, el nácar se utilizaba para la fabricación de objetos ornamentales (aros y cuentas de collares), mientras que las conchillas servían para la producción de herramientas, e incluso eran trituradas para aplicarse con fines medicinales.

En el Paraná medio se desarrolló una importante industria de extracción, llegando a obtener **2000** toneladas de valvas por año, equivalentes a **72 millones** de almejas de gran tamaño. La materia prima era utilizada principalmente para la producción de botones que serían exportados a Europa (Gordillo, 2010). Los restos de nácar de menor calidad eran aprovechados como material de construcción, entre otros usos (Darrigran, 2013).

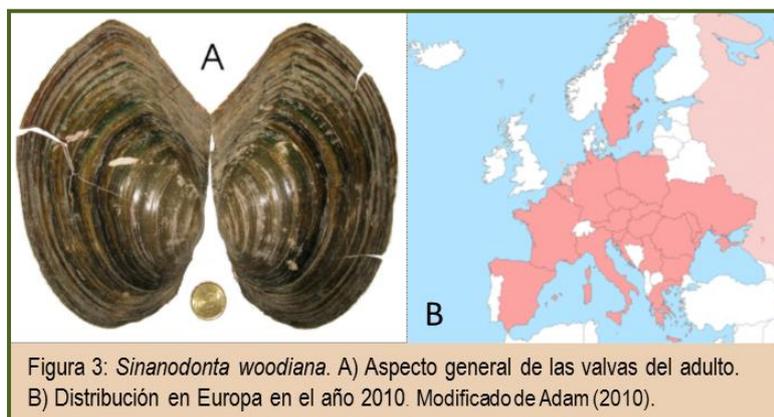


Figura 3: *Sinanodonta woodiana*. A) Aspecto general de las valvas del adulto. B) Distribución en Europa en el año 2010. Modificado de Adam (2010).

## Morfología y hábitat

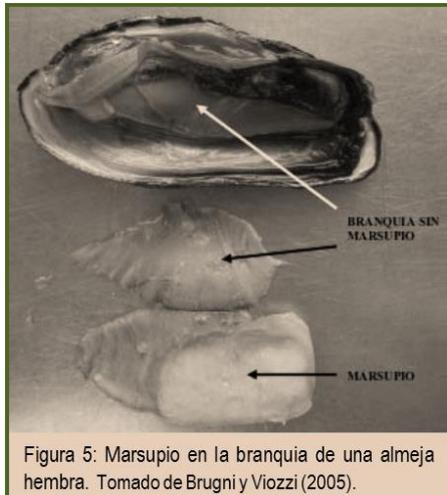
El cuerpo de los bivalvos está protegido por dos **valvas** rígidas laterales que rodean el cuerpo y que pueden cerrarse gracias a la presencia, en general, de dos músculos aductores, uno anterior y otro posterior. Cubriendo la parte dorsal y lateral del organismo, y protegiendo su masa visceral, se extiende una capa de tejido llamada **manto**. Este tejido es el encargado de la formación de las valvas. Además, poseen una estructura muscular y móvil llamada **pie** que les permite enterrarse en fondos blandos. El pie también puede presentar glándulas secretoras de filamentos de proteína (biso) que le brindan la capacidad de fijarse a sustratos duros (Darrigran, 2013; Ituarte, 2009).

Los bivalvos son animales acuáticos y sedentarios que generalmente se alimentan por filtración de partículas que están en suspensión en el agua. Para ello tienen un par de branquias a los lados del cuerpo, con una estructura parecida a un filtro. A través de las branquias pasa el agua y las partículas de alimento quedan retenidas, para ser luego llevadas a la boca por un par de palpos bucales. Generalmente, el agua ingresa al cuerpo por una abertura inhalante ventral y sale a través de una abertura exhalante dorsal. En algunos casos, las paredes de tejido que rodean las aberturas se alargan formando un par de sifones (Darrigran, 2013; Ituarte, 2009) (**Figura 4**).



Los unionoideos son exclusivamente dulciacuícolas, y pueden encontrarse en fondos duros y blandos, estableciéndose en ambientes de alta corriente (arroyos, ríos de montaña) o baja corriente (lagos, lagunas, charcas, ríos de planicie) (Cumings y Graf, 2015). El crecimiento es relativamente lento en comparación con el de la mayoría de los invertebrados, pudiendo vivir varias décadas e incluso superar los 100 años en algunas poblaciones (Bauer, 1992).

### Fecundación y desarrollo temprano



Los bivalvos exhiben formas de reproducción muy variadas. Sin embargo, todas las especies comparten un rasgo: la **ausencia de órganos copuladores**<sup>1</sup>. Por lo tanto, la fecundación conlleva la liberación de al menos un tipo de gametas al agua. En el caso de los unionoideos, los sexos son generalmente separados -aunque se ha observado una pequeña proporción de especies hermafroditas (Cummings y Graf, 2015)-, siendo los machos los encargados de liberar los espermatozoides al agua para fecundar los óvulos dentro del cuerpo de la hembra.

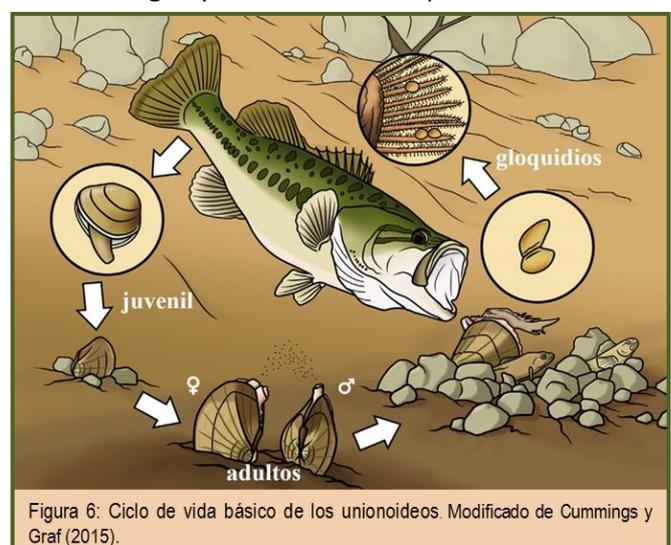
Los espermatozoides, en este grupo, ingresan a la hembra siguiendo la corriente de agua y atravesando la abertura inhalante. Luego llegan a un espacio llamado cámara suprabranquial, donde se alojan los ovocitos luego de ser liberados por los folículos femeninos. Es en ese espacio donde ocurre la fecundación (Cummings y Graf, 2015).

Luego de la fecundación, los ovocitos fecundados o huevos permanecen dentro de la hembra donde crecen y se desarrollan hasta convertirse en larvas. Para ello, una (lo más común) o ambas branquias de las náyades hembras se ensanchan y se modifican en un **marsupio** (Figura 5). El marsupio alojará a los huevos durante su desarrollo y hasta el momento de la liberación de las larvas al medio acuático (Wächler et al., 2001).

### Ciclo de vida. Desarrollo de la larva en peces

En general, las larvas de los bivalvos se desarrollan en el agua y se alimentan del plancton. Cuando la larva llega al estado de juvenil, desciende hasta el fondo para pasar allí el resto de su vida (Brusca y Brusca, 2005).

En los unionoideos, este proceso que sufre la larva para llegar a ser un adulto se complejiza (Figura 6). En vez de flotar libre en el agua, la larva debe buscar un hospedador al cual adherirse. En casi todos los casos estudiados (cabe mencionar que los ciclos de vida de la mayoría de las especies de la región Neotropical se desconocen) el hospedador es un pez. Wächler et al. (2001) mencionan casos de anfibios urodelos (salamandras) actuando como hospedadores. La larva suele adherirse a regiones particulares del pez como los opérculos, los radios de las aletas o los filamentos de las branquias.



<sup>1</sup> Aquellos órganos que sirven para la cópula. Cópula: acoplamiento sexual entre macho y hembra (Diccionario de la Real Academia Española, 2016).

A modo de defensa, el pez genera una cápsula de tejido con la larva en su interior (Wächtler et al., 2001) (Figura 7). Para poder crecer y desarrollarse en un juvenil, la larva se alimentará de los tejidos de



Figura 7: Larvas encapsuladas en las branquias de un pez. Tomado de [www.molluskconservation.org/MUSSELS/Reproduction/html](http://www.molluskconservation.org/MUSSELS/Reproduction/html)

la cápsula, siendo entonces un verdadero ectoparásito. Sin embargo, en el trabajo de Silva-Souza y Eiras (2002) en el que la parasitosis ha sido estudiada, los investigadores afirman que los daños en el tejido del pez son mínimos, y que las larvas no causarían efectos negativos a menos que se encontraran adheridas en grandes densidades. No obstante, las pequeñas heridas producidas por la liberación del juvenil pueden favorecer la entrada de organismos patógenos o sustancias tóxicas, produciendo infecciones que, en última instancia, pueden matar al pez.

La disponibilidad de alimento en el cuerpo del pez y la protección contra depredadores no son las únicas ventajas que la relación parásita brinda a los unionoideos. Al viajar con el pez, las larvas son transportadas, por lo

tanto los juveniles encuentran nuevos ambientes donde asentarse, siendo ésta una importante forma de dispersión para este grupo de bivalvos (Wächtler et al., 2001).

Para poder sujetarse a un pez y completar su ciclo de vida, las larvas de los unionoideos presentan algunas características morfológicas que las diferencian de las larvas del resto de los bivalvos. Generalmente, sus valvas están provistas de ganchos con formas y tamaños variables. Muchas veces esos ganchos están cubiertos por filas de dientes o por un tejido adhesivo. Un poderoso músculo aductor es el encargado de cerrar las valvas. Algunas larvas también poseen un filamento largo que podría ser un sensor de potenciales hospedadores, aunque su función es todavía discutida. En la superficie interna del cuerpo, se pueden observar órganos ciliados y penachos de pelos sensoriales que les permitirían identificar la presencia de un pez en el agua (Wächtler et al., 2001).

La forma larvaria antes mencionada la podemos encontrar en el ciclo de vida de las familias Hyriidae, Unionidae, y Margaritiferidae. Se la denomina **gloquidio o glochidium** (Figura 8). Parodiz y Bonetto (1963) y autores posteriores argumentan que la presencia de una larva de tipo gloquidio justifica la agrupación de las familias anteriormente mencionadas en la superfamilia Unionacea (= Unionoidea).

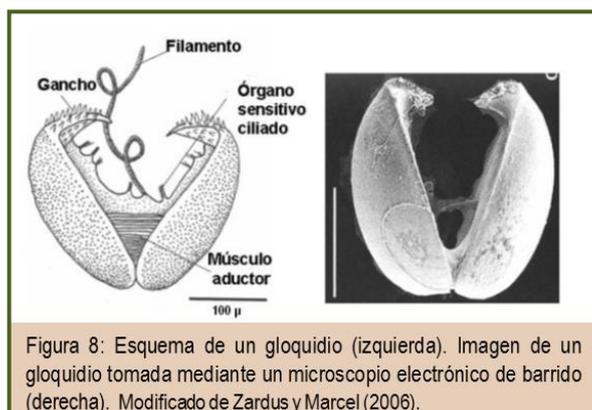


Figura 8: Esquema de un gloquidio (izquierda). Imagen de un gloquidio tomada mediante un microscopio electrónico de barrido (derecha). Modificado de Zardus y Marcel (2006).

En las familias Mycetopodidae, Iridinidae y Etheriidae la larva presenta una serie de modificaciones morfológicas respecto del gloquidio. Su forma es más fina y alargada. Además posee lóbulos adhesivos anteriores y posteriores. La región posterior también puede presentar filas de ganchos y pelos sensoriales. A este tipo de larva se lo denomina **lasidio o lasidium** (Bonetto y Ezcurra, 1962; Wächtler et al., 2001) (Figura 9, izquierda). Según Parodiz y Bonetto (1963) y otros autores, las Familias que presentan este tipo larvario se agrupan en la superfamilia Mutelacea (= Etherioidea).



Figura 9: Larva lasidio (izquierda). Escala= 20µm. Haustorio (derecha). Escala= 100µm. Modificado de Wächtler et al. (2001).

Existe un caso muy particular dentro de este grupo en el que el lasidio sufre una metamorfosis previa a convertirse en juvenil. La larva adquiere una forma más alargada y vermiforme (similar a un gusano) y no se desarrolla una cápsula. A esta etapa suele denominársela **haustorio o haustorium** y, al parecer, es exclusiva de la especie africana *Mutela bourguignati* (Bourguignat, 1885) (familia Iridinidae) (Wächtler et al., 2001) (Figura 9, derecha).

En casi todos los casos, la liberación de las larvas por parte de la hembra no está condicionada por la presencia de un pez en las cercanías. Por lo tanto, es la larva la que debe identificar a un pez y adherirse a él mientras pueda mantenerse a flote. Esta estrategia implica que gran cantidad de larvas van a morir sin alcanzar a un hospedador. Es probable que por esto las hembras de los unionoideos produzcan y alojen cientos de miles y hasta millones de ellas (Wächtler et al., 2001), de las cuales sólo un pequeño porcentaje logrará sobrevivir.

El género *Lampsilis* Rafinesque, 1820 (familia Unionidae), oriundo de América del Norte, ha desarrollado una estrategia muy peculiar que, según Wächtler et al. (2001), podría aumentar la probabilidad de encuentro entre los gloquidios y los peces hospedadores. Los bordes del manto de la hembra se han modificado con formas y colores que asemejan a un pez carnada (Figura 10). Si un pez hospedador se acerca para alimentarse de este pez simulado, la hembra libera los gloquidios y así asegura que una gran cantidad de ellos se adhieran al hospedador. Otras especies de unionoideos exhiben estrategias similares para asegurar la infestación (Wächtler et al., 2001): algunas hembras liberan los gloquidios en forma de agregados que simulan un alimento atractivo para los peces. Incluso algunas hembras toman la forma del alimento del pez para ser comidas.



Figura 10: Hembra de *Lampsilis ornata* desplegando su carnada (circulo rojo). Modificado de [www.molluskconservation.org/MUSSELS/Reproduction/.html](http://www.molluskconservation.org/MUSSELS/Reproduction/.html)

En muchas especies de unionoideos de América del Norte como *Anodonta inbecilis* Say, 1829, *Strophitus undulatus* (Say, 1817), *Obliquaria reflexa* Rafinesque, 1820 (Wächtler et al., 2001), y en las de América del Sur pertenecientes al género *Diplodon* subgénero *Rhipidodonta* (Bonetto, 1962), el estado de larva parásita ha desaparecido secundariamente y el desarrollo del juvenil ocurre de manera directa a partir del embrión.

## Conservación y reproducción

### En Europa

*Margaritifera margaritifera* (Linneo, 1758) (Margaritiferidae) es considerada la especie con un mayor riesgo de extinción para los países europeos. Algunos autores consideran que es una de las principales especies en riesgo a nivel mundial (Machordom et al., 2003). Su distribución abarca la costa noreste de Norteamérica, Europa y las regiones árticas y templadas del oeste de Rusia. Generalmente habita en ríos y arroyos de alta corriente, bajo nivel de sedimentos y escasos nutrientes. Investigadores de distintas regiones de Europa han podido determinar que *M. margaritifera* presenta cierto grado de especificidad en su ciclo parasitario ya que sólo puede desarrollarse con éxito en peces salmónidos (Geist, 2005; Wächtler et al., 2001).

En la actualidad, se llevan a cabo programas de conservación y relocalización para salvar las poblaciones de esta especie que están más aisladas (Araujo y Ramos, 2001; Hastie y Young, 2003; LIFE-NÁYADE, 2004). Los estudios sobre su reproducción están orientados a la cría en cautividad de juveniles para su reimplantación en el ambiente natural (Buddensiek, 1995; Thomas et al., 2010).

### En América del Norte

Gran parte de los esfuerzos de conservación de unionoideos se han enfocado en resolver problemáticas relacionadas con la introducción del “mejillón zebra” o *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). Este Bivalvo colonizó los Grandes Lagos en la segunda mitad de la década del '80 y, desde ese momento, se han encontrado poblaciones a lo largo de algunos ríos principales de Estados Unidos de América (Metcalf-Smith et al., 1998).

*Dreissena polymorpha* estaría afectando de forma severa a muchas especies de unionoideos nativos, ya que Ricciardi et al. (1998) han registrado extinciones de los mismos desde el momento de su introducción. De forma directa puede causar mortalidad en las náyades al adherirse sobre sus conchillas e impedir el enterramiento, el movimiento y la alimentación de los individuos. Este proceso es conocido como **biofouling** (Baker y Hornbach, 1997; Ricciardi et al., 1996; Sousa et al., 2011) (Figura 11). Asimismo, *D. polymorpha* puede estar afectando de forma indirecta al reducir la cantidad de nutrientes disponibles en el agua (Parker et al., 1998).



Figura 11: *Dreissena polymorpha* causando biofouling sobre una náyade. Tomado de [wiki.bugwood.org/Dreissena\\_polymorpha](http://wiki.bugwood.org/Dreissena_polymorpha)

## En América del Sur

El estudio sobre unionoideos es aun escaso para implementar programas de conservación. En general, no se conoce el riesgo de extinción de las especies. En Brasil, los estudios de Callil y Dreher-Mansur (2007), Callil et al. (2012) y Silva-Souza y Guardia-Felipi (2014) se enfocan en la reproducción y gametogénesis de *Anodontites trapesialis* (Lamarck, 1819) (familia Mycetopodidae) y los de Meyer et al. (2010, 2013) en la conservación de especies endémicas<sup>2</sup> y vulnerables como *Diplodon expansus* (Küster, 1856) (familia Hyriidae). En Argentina y Chile, los trabajos están mayormente orientados a conocer la biología de *Diplodon chilensis* (d'Orbigny, 1835) (familia Hyriidae), una especie propia de la Patagonia (Parada y Peredo, 2005; Parada et al., 1990; Peredo y Parada, 1984; Semenas y Brugni, 2002). Estos conocimientos podrían favorecer al desarrollo de estrategias de conservación de la especie.

Existen dos especies de bivalvos exóticos que podrían amenazar la existencia de los unionoideos en América del Sur (Darrigran, 2002): el “mejillón dorado” *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (familia Mytilidae) y *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (familia Corbiculidae). Ambas provienen del sudeste de Asia y han invadido la cuenca del Plata y el sistema endorreico del centro de Argentina, ingresando por el Río de la Plata. Además invadieron la cuenca del Guaiba. *C. fluminea* invadió también la cuenca del Amazonas hacia el norte y la cuenca de los ríos Negro y Colorado en Patagonia. *L. fortunei* es capaz de provocar biofouling sobre las náyades y competir por los nutrientes al igual que *Dreissena polymorpha* (Darrigran, 2002) (Figura 12), pero el impacto que causan estas dos especies de bivalvos invasores sobre los bivalvos nativos aún no ha sido estudiado.

En lo referente a la reproducción de las náyades en esta región, es mucho lo que falta por saber. Si bien se conocen los estadios larvarios de varias especies que habitan en Brasil y Argentina (Bonetto, 1962; Dreher-Mansur, 1999; Dreher-Mansur y Silva, 1999), es muy poco lo que se conoce sobre los hospedadores y los procesos de desarrollo en el ambiente. Un estudio sobre los requerimientos para el desarrollo de larvas en laboratorio ha sido llevado a cabo por Cunha-Lima (2010).



Figura 12: Ejemplares de *Limnoperna fortunei* adheridos a un unionoideo. Fotografía: Gustavo Darrigran

<sup>2</sup> Endémico/a: taxón que está restringido a un área dada y no se encuentra en ninguna otra parte del mundo (Crisci et al., 2000).

## Agradecimientos

Los autores agradecen al proyecto 11/N y 11/H del Programa de Incentivos Docentes, FCNyM y FaHCE (UNLP), respectivamente.

## Bibliografía utilizada

- Adam, B. (2010). L'Anodonte chinoise *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Mollusca, Bivalvia, Unionidae): une espèce introduite qui colonise le bassin Rhône-Méditerranée. *Journal Électronique de La Malacologie Continentale Française*, 6: 278–287.
- Araujo, R. & Ramos, M.A. (2001). Action Plan for *Margaritifera auricularia* and *M. margaritifera*. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention). Council of Europe Publishing. Nature and environment, No. 117. Strasbourg. 66 pp.
- Baker, S.M., & Hornbach, D.J. (1997). Acute physiological effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) infestation on two unionid mussels, *Actinonaias ligamentina* and *Amblema plicata*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 512–519.
- Bauer, G. (1992). Variation in the life span and size of the freshwater pearl mussel; *Journal of Animal Ecology* 61: 425–436.
- Bogan, A.E. (1993). Freshwater Bivalve Extinctions (Mollusca: Unionoidea): A Search for Causes. *Amer. Zool.*, 33: 599–609.
- Bogan, A.E. (2008). Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 139–147.
- Bogan, A.E. & Roe, K.J. (2008). Freshwater bivalve (Unioniformes) diversity, systematics, and evolution: status and future directions. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2): 349–369.
- Bonetto, A.A. (1961). Acerca de la distribución geográfica de las náyades de la República Argentina. *Physis* 22(63): 259–268.
- Bonetto, A. (1962). Investigaciones acerca de las formas larvales en el género *Diplodon* y su aplicación a los estudios sistemáticos. *Santa Fe: Dirección de Recursos Naturales, Ministerio de Agricultura y Ganadería*, 48 p.
- Bonetto, A.A. & Ezcurra, I.D. (1962). El desarrollo del lasidium de *Anodontites trapesialis forbesianus* (Lea)(Moll.Lamell.). *Physis*, 23(65): 195–203.
- Brugni, N., Viozzi, G. (2005). La almeja de agua dulce: su importancia ecológica. En: Desde La Patagonia. Difundiendo saberes, 26–31.
- Brusca, R.C. & G.J. Brusca. (2005). Invertebrados (2ª edición). McGraw Hill / Interamericana de España, S. A. 1005 pp. (Traducción de la versión en inglés de 2003).
- Buddensiek, V. (1995). The culture of juvenile freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. in cages: A contribution to conservation programmes and the knowledge of habitat requirements. *Biological Conservation*, 74: 33–40.
- Callil, C.T., & Dreher-Mansur, M.C. (2007). Gametogênese e dinâmica da reprodução de *Anodontites trapesialis* (Lamarck) no lago Baía do Poço, planície lago de inundação do rio Cuiabá, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(3): 825–840.
- Callil, C.T., Krinski, D. & Silva, F. (2012). Variations on the larval incubation of *Anodontites trapesialis* (Unionoidea, Mycetopodidae): Synergetic effect of the environmental factors and host availability. *Braz. J. Biol.*, 72(3), 545–552.
- Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P. (2000). Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica, 1ª Edición. Buenos Aires, Argentina. 169 p.
- Cummings, K.S. & Graf, D.L. (2015). Mollusca: Bivalvia. Chapter 19. In: Thorp, J.H., Covich, A.P., (Eds.), Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates, fourth ed. Academic Press, Boston, MA, pp. 423–506.
- Cunha-Lima, R. (2010). Reprodução e cultivo de bivalves límnicos ameaçados de extinção: uma estratégia para a conservação do gênero *Diplodon* (Spix, 1827) (Mollusca, Hyriidae). FFCLRP – Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo. 138 p.
- Darrigran, G. (2002). Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions*, 4: 145–156.
- Darrigran, G. (Compilador) (2013). Los Moluscos Bivalvos. Aportes para su enseñanza: teoría y métodos. EDULP (Editorial de la UNLP). Serie "Libro de Cátedra". ISBN 978-950-34-1034-9. pp. 90. Autores: Darrigran, G.; A. Vilches; T. Legarralde; M. Maroñas; A. Iugovich; V. Nuñez & D. Gutierrez Gregoric. On line. Repositorio Institucional SEDICI - Argentina. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/32168>
- Darrigran, G. & Damborenea, C. (2011). Ecosystem engineering impacts of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science*, 28: 1–7.
- Diccionario de la Real Academia Española RAE (2016). Recuperado el 15 de febrero de: <http://www.rae.es>
- Dreher-Mansur, M.C. (1999). Gloquídeo de *Diplodon martensi* (Ihering) (Mollusca, Bivalvia, Hyriidae) e seu ciclo parasitário. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(2): 185–194.
- Dreher-Mansur, M.C. & Silva, M.G.O. (1999). Description of glochidia of five species of freshwater mussels (Hyriidae: Unionidae) from South America. *Malacologia*, 41(2): 475–483.
- Geist, J. (2005). Conservation Genetics and Ecology of European Freshwater Pearl Mussels (*Margaritifera margaritifera* L.). Department für Ökosystem- und Landschaftsmanagement, Fachgebiet Wildbiologie und Wildtiermanagement. 121 pp.
- Gordillo, S. (2010). Las almejas nacaríferas de la cuenca parano-platense: patrimonio natural y cultural de Sudamérica. Cartilla de Difusión N° 15. Museo Provincial de Ciencias Naturales "FLORENTINO AMEGHINO".

- Graf, D. L. & Cummings, K. S. (2006). Palaeoheterodont diversity (Mollusca: Trigonoida + Unionoida): what we know and what we wish we knew about freshwater mussel evolution. Pages 343–394 in R. Bieler (editor). *Bivalvia—a look at the branches. Zoological Journal of the Linnean Society* 148.
- Hastie, L.C. & Young, M.R. (2003). Conservation of the Freshwater Pearl Mussel I: Captive Breeding Techniques. *Conserving Natura 2000 Rivers Conservation Techniques Series No. 2*. English Nature, Peterborough.
- Ituarte, C. (2009). Mollusca: Bivalvia. En: *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Domínguez, E. & Fernández, H. R. (Eds.). Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina: 567-594.
- LIFE-NÁYADE. (2004). Estudio científico sobre *Margaritifera margaritifera* y su hábitat en el ámbito de actuación de LIFE Náyade. Morales J. J. (Coord.). Informe inédito. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y León. 370 pp + 27 planos.
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.A. (2003). Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea); *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 235-252.
- Metcalfe-Smith, J.L., Staton, S.K., Mackie, G.L., & Lane, N.M. (1998). Changes in the Biodiversity of Freshwater Mussels in the Canadian Waters of the Lower Great Lakes Drainage Basin Over the Past 140 Years. *J. Great Lakes Res.*, 24(4): 845–858.
- Meyer, A.A.N., Oliveira, E., & Martim, J. (2010). Classes de comprimento e proporção sexual em *Diplodon expansus* (Mollusca, Bivalvia, Hyriidae) no rio Piraquara, Paraná, Brasil. *Iheringia*, 100(4): 329–335.
- Meyer, A.A.N.; Martin, J. & Oliveira, E. (2013) Ocorrência e caracterização histológica de marsúpios de *Diplodon expansus* (Küster, 1856) (Mollusca, Bivalvia, Hyriidae) no rio Piraquara, Paraná Brasil. *Biotemas*, 26(1): 97-108.
- Parada, E., Peredo, S., & Gallardo, C. (1990). Tácticas reproductivas y dinámica poblacional de *Diplodon chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 63: 23–35.
- Parada, E., & Peredo, S. (2005). La relocación como una herramienta de conservación y manejo de la biodiversidad. Lecciones aprendidas con *Diplodon chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia, Hyriidae). *Gayana*, 69(1): 41–47.
- Parker, B.C., Patterson, M.A., & Neves, R.J. (1998). Feeding interactions between native freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) and zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Ohio River. *American Malacological Bulletin*, 14(2): 173–179.
- Parodiz, J.J. & Bonetto, A.A. (1963). Taxonomy and zoogeographic relationships of the South American naiads (Pelycepo: Unionacea and Mutelacea). *Malacologia*, 1: 179–213.
- Paschoal, L.R.P., Andrade, D.P. & Darrigran, G. (2015). How the fluctuations of water levels affect populations of invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in a Neotropical reservoir? *Braz. J. Biol.*, 75 (1): 135-143.
- Peredo, S.; & Parada, E. (1984). Gonadal organization and gametogenesis in the fresh-water mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Mollusca: Bivalvia). *The Veliger*, 27(2): 126-133.
- Pereira, D., Dreher-Mansur, M.C., Duarte, L.D.S., Oliveira, A.S., Pimpão, D.M., Callil, C.T., et al. (2014). Bivalve distribution in hydrographic regions in South America: historical overview and conservation. *Hydrobiologia*, 735: 15-44.
- Ricciardi, A., Whoriskey, F.G. & Rasmussen, J.B. (1996). Impact of the *Dreissena* invasion on native unionid bivalves in the upper St. Lawrence River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 1434–1444.
- 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(4): 613–619.
- Semenas, L., & Brugni, N. (2002). Características poblacionales y ciclo de vida de *Diplodon chilensis* (d'Orbigny, 1835) (Hyriidae, Bivalvia) en el lago Gutiérrez (Patagonia, Argentina). *Ecología Austral*, 12: 29–40.
- Silva-Souza, Â.T., & Eiras, J.C. (2002). The histopathology of the infection of *Tilapia rendalli* and *Hypostomus regani* (Osteichthyes) by lasidium larvae of *Anodontites trapesialis* (Mollusca, Bivalvia). *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 97: 431–433.
- Silva-Souza, Â.T., & Guardia-Felipi, P. (2014). Incubation cycle of eggs and larvae of *Anodontites trapesialis* (Lamarck, 1819) (Bivalvia, Mycetopodidae) in fish farming. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 9: 312–319.
- Sousa, R., Pilotto, F. & Aldridge, D.C. (2011). Fouling of European freshwater bivalves (Unionidae) by the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Freshwater Biology*, 56: 867–876.
- Thomas, G., Taylor, J., & Garcia de Leaniz, C. (2010). Captive breeding of the endangered freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *Endangered Species Research*, 12: 1–9.
- Torres, S., Cao, L., Reshaid, Y., Ortiz Blanche, M., Brea, F., & Darrigran, G. (2015). Estado de conocimiento de los bivalvos nacaríferos (Bivalvia; Unionoida) en Argentina. Comunicaciones del XXIV Encontro Brasileiro de Malacologia, Río de Janeiro.
- Wachtler, K.; Dreher-Mansur M.C. & Richter T. (2001). Larval Types and Early Postlarval Biology in Naiads (Unionoida). En: G. Bauer & K. Wachtler (eds.) *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Ecological Studies*, 145.
- Whelan, N.V., Geneva, A.J., & Graf, D.L. (2011). Molecular phylogenetic analysis of tropical freshwater mussels (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) resolves the position of Coelatura and supports a monophyletic Unionidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2): 504–14.
- Williams, J.D., Warren, M.L.J., Cummings, K.S., Harris, J.L., & Neves, R.J. (1993). Conservation Status of Freshwater Mussels of the United States and Canada. *Fisheries*, 18: 6–22.
- Zardus, J.D. & Marcel, A.L. (2006). Phylum Mollusca: Bivalvia. Chapter 15. In: Young, C.M. (ed.) *Atlas of Marine Invertebrate Larvae*. Elsevier LTD. 626 pp. Barcelona.