



**Proceso de invasión de *Corbicula fluminea* (Müller, 1774)
en la Patagonia argentina**

MSc. Yeny Labaut Betancourt

Directores: Dr. Gustavo Darrigran y Dr. Fernando Miguel Archuby

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata



Trabajo de tesis para optar al título de
Doctor en Ciencias Naturales

Año 2020

*Si se investiga paciente y sistemáticamente en el ámbito de los fenómenos naturales,
es posible incrementar la certeza de los conocimientos*

*Norbert Elías, 1983
(Compromiso y distanciamiento. Ensayos de sociología del conocimiento)*

A mi querida Isabel

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas a las que me gustaría agradecer todo el apoyo recibido durante estos años. Agradezco a los que estuvieron al principio, desde lo personal animándome a esta empresa, a los que estuvieron conmigo en algunas, y en todas las etapas.

Quiero agradecer a mis directores Gustavo y Fernando, que se propusieron este proyecto desafiante y hermoso, y me lo confiaron. A Gustavo le agradezco su compromiso, su visión crítica, su esmero en sus explicaciones y su valiosísimo conocimiento compartido. A Fernando, tantas cosas, primero su tesón para ayudarme a traer a mi Isabel a Argentina, su calidez, su paciencia, su practicidad, sus charlas enriquecedoras, su compañía en las salidas de campo por la fría Patagonia de invierno y todos sus multifacéticos conocimientos.

Agradezco a la Universidad Nacional de Río Negro, a sus autoridades, al personal de Recursos Humanos y de Relaciones Internacionales, que mediaron los difíciles trámites migratorios, indispensables para que una cubana hiciera esta tesis.

A Leandro Hünicken por todo su asesoramiento estadístico, que suerte poder aprender de los que ya han hecho este camino. A Pedro Temporetti, por sus valiosos aportes, la limnología química regional es bien particular.

A Luis “Chino” Castro, que lamentablemente ya no está con nosotros, por compartir sus valiosos conocimientos matemáticos y estadísticos. A Cristina Damborenea, por su generosidad para enseñarme pacientemente a analizar cortes histológicos.

A las chicas de Veterinaria de Choele Choel, Virginia y Antonela, por toda su ayuda, en todos los intentos de cortar y montar preparados histológicos, y por su compañía.

A Augusto Comas, mi maestro de algas, y el de tantos, porque siempre ha compartido incondicionalmente todos sus saberes, y su pasión por ese mundo microscópico. A todos mis colegas del Centro de Estudios Ambientales de Cienfuegos, por las experiencias compartidas, la colaboración y el ánimo para emprender esta aventura.

A mis colegas becario/as, por los almuerzos y las risas compartidas (y los llantos). Una pena este último año a la distancia. A Nerina y Eva, por la paciencia de compartir oficina, y por las charlas, y por todo el compañerismo y bondad de ambas. A Magalí y a Ivan, por toda su ayuda en mi primer año en Argentina.

A mis amigos y amigas de acá y allá.

A Don José Deais, por abrirnos las puertas de su Fortín Nogueiras, y por sus charlas, y sus saberes.

A los niños de la casa, Ulises e Isabel, tan pacientes en las peores etapas, porque está duro estar en casa sin clases, con gente escribiendo tesis.

A mi madre querida, porque siempre ha sido el apoyo constante, para todo, y el aliento para seguir el camino de los estudios y la ciencia, que es a veces, adverso. Por su cariño, dedicación, profesionalidad, es mi mejor ejemplo ¡lo máximo! A mi abuelo Evelio, que ya no está, pero sembró en sus hijos y nietos las ganas de saber.

A Pablo querido, ¡por todo! Por su incondicionalidad, su paciencia y por su amor. Por su compañía, en muestreos y escritura, por sus ideas, sus valiosísimos aportes, y nuevamente por su paciencia.

Agradezco a los revisores Pablo R. Martín, Francisco Sylvester y Alejandra Rumi, por sus valiosas contribuciones a la versión final de la tesis.

A la Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas (AIC) y a Julio, de la Dirección de Pesca de la Provincia de Río Negro, por toda la información amablemente brindada. A los pescadores que amablemente colaboraron con la encuesta sobre prácticas pesqueras.

Al financiamiento del proyecto PI UNRN 40 A 549 (2017-2020) y fundamentalmente al CONICET por la Beca Doctoral que me otorgaron (IIPG, CONICET). Al Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología de la sede Alto Valle y Valle Medio de la Universidad Nacional de Río Negro en General Roca, por el lugar de trabajo y apoyo brindado. A todas las Instituciones que hicieron posible operativamente la realización de este Trabajo de Tesis.

¡A todos, todos, muchas gracias!

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	4
RESUMEN	8
ABSTRACT	12
INTRODUCCIÓN	16
Síntesis del tema Invasión y Especies Invasoras.....	16
Corbicula en la región	18
Causas de dispersión de la especie	21
Autoecología de <i>Corbicula fluminea</i>	22
Corbicula fluminea como ingeniero de ecosistemas	23
Efectos físico-químicos de la presencia de <i>Corbicula fluminea</i> en la columna de agua y el sedimento	24
Efectos de <i>Corbicula fluminea</i> sobre los ensamblajes de macroinvertebrados	24
Efectos sobre el fitoplancton, fitobentos y productividad primaria del ecosistema invadido por <i>Corbicula fluminea</i>	25
Hipótesis y objetivos	26
MATERIALES Y MÉTODOS	28
Área de estudio.....	28
Diseño de muestreos y métodos	30
Análisis estadístico.....	35
CAPÍTULO 1 Dinámica poblacional de <i>Corbicula fluminea</i>	36
Introducción	37
Materiales y métodos	39
<i>Muestreo, características morfológicas y densidad</i>	39
<i>Caracterización del ambiente</i>	42
<i>Mecanismos de dispersión</i>	43
<i>Análisis estadísticos de los datos</i>	46
Resultados	49
<i>Características morfológicas, densidad y relación con el ambiente</i>	49
<i>Estructura poblacional y estadística de variables morfológicas</i>	54
<i>Mecanismos de dispersión</i>	62
Discusión	66
<i>Características morfológicas, densidad y relación con el ambiente</i>	66
<i>Estructura poblacional y ambiente</i>	73
<i>Mecanismos de dispersión</i>	76
Conclusiones	81
CAPÍTULO 2 Impacto de <i>Corbicula fluminea</i> en la calidad físico-química del agua y los sedimentos	83
Introducción	83
Materiales y métodos	88
<i>Determinación del tamaño de grano del sustrato</i>	88
<i>Muestreo de aguas y sedimentos</i>	88
<i>Análisis de laboratorio</i>	88

Análisis de los datos	90
Resultados	90
<i>Variables fisicoquímicas</i>	<i>90</i>
<i>Análisis de Componentes Principales</i>	<i>92</i>
Discusión	94
Conclusiones	105
CAPÍTULO 3 Impacto de <i>Corbicula fluminea</i> en los ensambles de macroinvertebrados acuáticos	106
Introducción.....	106
Materiales y métodos	108
<i>Muestreo e identificación de macroinvertebrados</i>	<i>108</i>
<i>Grupos funcionales</i>	<i>109</i>
<i>Análisis de los datos.....</i>	<i>110</i>
Resultados	112
<i>Composición de ensambles de macroinvertebrados acuáticos.....</i>	<i>112</i>
<i>Grupos funcionales</i>	<i>124</i>
Discusión	127
Conclusiones	132
CAPÍTULO 4 Impacto de <i>Corbicula fluminea</i> en los ensambles de fitoplancton y fitobentos.....	134
Introducción.....	135
Materiales y métodos	136
<i>Muestreo e identificación de microalgas</i>	<i>136</i>
<i>Grupos funcionales</i>	<i>137</i>
<i>Análisis de los datos.....</i>	<i>138</i>
Resultados	139
<i>Composición de los ensambles de fitoplancton y fitobentos</i>	<i>139</i>
<i>Grupos funcionales</i>	<i>142</i>
<i>Relación de las algas con el ambiente y la invasión de C. fluminea.....</i>	<i>144</i>
Discusión	148
Conclusiones	155
DISCUSIÓN.....	157
CONCLUSIONES.....	169
REFERENCIAS	172
ANEXOS	196

RESUMEN

Una especie invasora es aquella que como resultado de la actividad humana es introducida en el ecosistema que no es nativo, adaptándose y convirtiéndose así en un agente de cambio y amenaza para la biodiversidad nativa, con daño económico potencial. Este concepto se refiere no solo al transporte por vectores, sino también a la modificación que hacen los hombres del ambiente nativo, alterándolo y transformándolo en un “nuevo” donde las especies nativas en el “viejo” ambiente son desplazadas o actúan como invasoras en ese “nuevo” ambiente. La “almeja asiática” *Corbicula fluminea* (Müller 1774) es una de las especies invasoras más ampliamente distribuidas en los ecosistemas de agua dulce del planeta. Posee una distribución nativa que incluye el sureste de China, Corea y el sureste de Rusia, y se ha extendido por casi todos los países de Europa y de América, en donde se registra desde Canadá hasta la Patagonia. Esta especie, considerada ingeniero de ecosistemas, modifica sustancialmente el ambiente, principalmente con sus actividades de filtración, excreción y bioturbación. Es a partir de estas actividades que alteran el flujo de energía y el ciclo de nutrientes, la penetración de luz en la columna de agua y la transferencia de partículas del agua al sedimento.

Algunos de estos cambios físicos y químicos, originan a su vez cambios bióticos. Por ejemplo, su efecto sobre los nutrientes influye sobre los ensambles de productores primarios con alteraciones en las redes tróficas. Provee un sustrato duro que funciona como hábitat, refugio y/o sustrato para algunas especies o, por el contrario, desplaza y/o reduce los hábitats disponibles para otros macroinvertebrados. Por filtración puede disminuir el reclutamiento de otras especies de bivalvos con larvas planctónicas, así como la abundancia de especies del fitoplancton. Puede cambiar la vía energética principal del sistema pelágico a bentónico (principalmente por filtración y excreción) en función de las concentraciones de nutrientes o por excreción de células viables en la superficie del sedimento.

Debido a que el manejo de las invasiones biológicas es el resultado directo del desarrollo del conocimiento y la valoración de la descripción, predicción y riesgo, el propósito de este trabajo fue realizar un análisis de proceso de invasión de esta especie en la región patagónica, donde *C. fluminea* se encuentra en avance. Los objetivos generales fueron caracterizar el estado de avance de la invasión y la dinámica poblacional de *C. fluminea* en Patagonia, y explorar la influencia de su presencia en la calidad del agua y sedimentos y en los ensambles biológicos de los ecosistemas acuáticos de la región. Para el estudio

se seleccionó el río Limay, en el que la invasión está ocurriendo: sus nacientes, en el Lago Nahuel Huapí, están libre de *C. fluminea*; su sector medio posee parches de pequeñas poblaciones y hacia su confluencia con el río Neuquén la invasión está ya extendida y es abundante.

En este río se realizó un muestreo diagnóstico de su distribución espacial en riberas y humedales anexos hasta encontrar tramos no invadidos. Para el análisis de la influencia de la invasión en variables físico-químicas y biológicas, se usaron comparaciones entre sitios invadidos y no invadidos, como condición de referencia. Se muestrearon las secciones del río (invadido: Arroyito, y no invadido: Fortín Nogueira), y de embalses [invadido: Ezequiel Ramos Mexía (Chocón), y no invadido: Pichi Picún Leufú]. Se muestrearon otras dos localidades, el humedal Pantanito, en la llanura de inundación del Limay medio, y Paso Córdoba, en el río Negro. Las muestras de esta última fueron utilizadas para los análisis histológicos.

Las muestras de las poblaciones de *C. fluminea* se colectaron manualmente con la ayuda de una pala, en las zonas de costa de los distintos ambientes analizados. Las muestras de bentos (juveniles y adultos) se tomaron de superficies conocidas de 0,36 m² y 30 cm de profundidad, definidas con un cuadrante de PVC (policloruro de vinilo) de estas medidas, y se tamizaron bajo agua con mallas de 10,0 y 1,0 mm de abertura. Se analizó la presencia de larvas en el plancton por medio de muestreos con red de plancton en las aguas superficiales (hasta 0,5 m de profundidad) de todos los sitios. Se analizó la potencialidad de las poblaciones de la región de incubar larvas en hemibranchias, a partir de cortes histológicos, y su potencial capacidad dispersante, cuando las almejas son usadas como carnada viva. Además, se complementó con una encuesta aplicada a pescadores de la región, para caracterizar el perfil de pesquería y su potencial rol de vector en la dispersión.

Durante el muestreo físico-químico se determinaron *in situ*: temperatura, pH, conductividad eléctrica, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación y granulometría. En el laboratorio se determinaron fósforo y nitrógeno totales del agua, sólidos suspendidos totales, clorofila *a* y calcio en agua, así como también materia orgánica, fósforo y nitrógeno total en sedimento. Los muestreos de los ensambles de macroinvertebrados acuáticos bentónicos se realizaron con una red con marco en forma de D de 30 cm de diámetro con malla de 500 µm y se tomaron tres réplicas en cada uno de los 4 sitios, cada una con un área de 30 × 150 cm. Se aplicó el enfoque de grupos funcionales basados en adaptaciones morfológicas y conductuales para adquirir sus alimentos: fragmentadores, raspadores, colectores-filtradores, recolectores, depredadores, y picadores herbívoros.

Para el muestreo del fitoplancton se usó una red (malla de 20 μm) para filtrar el agua superficial en cada sitio de muestreo, y para el fitobentos se utilizó el raspado de rocas del fondo. En la cuantificación de ambos se reportó la abundancia relativa de taxones en al menos 300 “unidades de células” o “unidades de conteo naturales”. En estos grupos se usó también un enfoque de grupos funcionales diferenciados por rasgos o adaptaciones especializadas, del código alfanumérico (A-Z).

De acuerdo a los requerimientos de los datos, estos fueron analizados mediante la aplicación de métodos estadísticos univariados, bivariados y multivariados, con diferentes paquetes estadísticos. En los casos en los que fue necesario, se realizó previamente una verificación de la normalidad y homogeneidad de la varianza y, cuando se requirió se transformaron los datos mediante el $\log(x+1)$ o raíz cuadrada. Para evaluar las diferencias en las variables ambientales y métricas de las comunidades entre los sitios se utilizaron ANOVAs siempre considerando sitio invadido/no invadido como variable o factor. En el caso de datos no aptos para el uso de métodos paramétricos, se utilizó ANOVA no paramétrico por rangos de Kruskal-Wallis o la prueba de Mann Whitney para pares de comparaciones. Las relaciones entre los sitios de muestreo, abundancia de *C. fluminea*, variables ambientales, macroinvertebrados y microalgas fueron también examinadas mediante métodos de ordenamiento. Para verificar la significancia de los modelos obtenidos se utilizaron diversas pruebas apropiadas a cada caso.

Los resultados obtenidos mostraron que el proceso de invasión de *Corbicula fluminea* en el río Limay, Patagonia argentina estuvo condicionado por la interacción entre los requerimientos y estrategias ecológicas de esta especie invasora y las características ambientales particulares de esta región (invasividad e invasibilidad, respectivamente), que además determinaron sus impactos. El punto de mayor avance de este a oeste por el río Limay se localizó en el humedal Pantanito, en la llanura de inundación del Limay medio. Esto, junto a fechas y localizaciones de registros previos, indica una dispersión lenta (aproximadamente $8,8 \text{ km año}^{-1}$), este-oeste por el Limay y resto de la Patagonia, comparativamente menor a las tasas de dispersión registradas para *C. fluminea* en otros ambientes. La lenta dispersión puede deberse a la baja actividad de vectores y a la limitante que representan las relativas bajas temperaturas de invierno de la región, para la generación de una mayor cantidad de propágulos extraídos por los vectores. Las temperaturas más bajas de estos sitios son de $-2,5 \text{ }^\circ\text{C}$, y pueden llegar a $-14 \text{ }^\circ\text{C}$.

Por otro lado, las poblaciones se mantendrían en densidades relativamente bajas, debido a la escasez del recurso alimento, por la oligotrofia de la mayoría de los grandes cuerpos

de agua de la Patagonia. La dispersión estaría mediada principalmente por la pesca con carnada viva con presencia de larvas en branquias, y la falta de control y vigilancia permanente sobre este principal vector. Además, la incubación de larvas en branquias, influenciada por los bajos valores de temperatura, se considera una estrategia exitosa (invasividad) frente a esta restricción ambiental, al liberarse individuos juveniles, con mayor probabilidad de éxito. La dispersión a través de larvas en branquias, está relacionada a su vez con la dispersión antrópica de la especie, pues su uso como carnada viva pone a esta actividad como vector potencial de la invasión en la región, que podría suponer una presión de los propágulos para sitios no invadidos en los que se use esta forma de pesca.

La principal diferencia encontrada en los sitios invadidos, respecto a la calidad físico-química del agua y de los sedimentos, fue el incremento en la concentración de Ca y P en la columna de agua. Se infiere que esto fue causado por resuspensión del sedimento de las sales insolubles de Ca-P del sedimento, como consecuencia probable de la bioturbación provocada por *C. fluminea* en su actividad excavatoria. Este cambio tendría una retroalimentación positiva con el crecimiento de las poblaciones de la almeja, en tanto incrementa las concentraciones de Ca, un requerimiento para esta especie (invasibilidad).

La reducción de los bivalvos nativos u organismos del grupo funcional colectores-filtradores en general de sitios invadidos, como gastrópodos, coleópteros y tricópteros puede estar relacionada con la presencia de *C. fluminea*. La competencia por el recurso alimento, que fue limitado en los sitios estudiados (oligotrofia) se asoció con este impacto negativo en la abundancia de algunos macroinvertebrados acuáticos en presencia de esta especie invasora. El grupo de macroinvertebrados favorecido fue el de los efemerópteros, principalmente algunas especies recolectoras que muestran una forma corporal hidrodinámica y son buenas nadadoras, lo que conductualmente permite mejores oportunidades en la obtención del alimento, que pudo favorecerse por la acción bioturbadora de esta especie. No se observó un impacto de invasión en los grupos algales del fitoplancton, pero sí se vieron afectadas la riqueza y estructura de los ensamblajes del fitobentos. La evidencia sugiere que la presencia de *C. fluminea* ocasionó la predominancia de especies de algas que forman colonias largas que se extienden más allá de la capa límite de los microambientes turbios a su vez por la actividad de la especie, lo que les permite explotar recursos (luz) que no están disponibles para otras especies más pequeñas.

ABSTRACT

An invasive species is a exotic or non-native species that establishes itself in natural or semi-natural habitats or ecosystems; it is an agent of change and represents one of the main threats to native biodiversity. The introduction of these species causes environmental, economic and social problems, as the disruption of natural ecosystems, changes in the diet of native species, disease transmission and economic losses in several industrial processes. The “Asian clam” *Corbicula fluminea* (Müller 1774) is one of the most ubiquitous invasive species in freshwater ecosystems. Its native range includes southeastern China, Korea and southeastern Russia, and its distribution extended to almost all the countries of Europe and in America the species occurs from Canada to Patagonia. *Corbicula fluminea* is considered as an ecosystem engineer, because it substantially modifies the environment, by filtration, excretion and bioturbation activities. These processes can alter the flow of energy, the cycles of nutrients, the penetration of light into the water column and the transference of particles from water to sediment.

Some of these physical and chemical changes, in turn, originate biotic changes. For example, its effect on nutrients affects the assemblages of primary producers with alterations in the trophic networks. Valves of *C. fluminea* provides hard substrates that functions as a habitat and/or refuge for some species. It also displaces and/or reduces the habitats available for other species: by filtration it can decrease the recruitment of other species of bivalves with planktonic larvae, as well as the abundance of phytoplankton species. It can change the main energy pathway of the pelagic system to benthic (mainly by filtration and excretion) depending on nutrient concentrations or by excretion of viable cells on the sediment surface.

Because the management of biological invasions is the direct result of the development of knowledge and the assessment of the description, prediction and risk of invasions, the purpose of this research was to carry out an analysis of the invasion process in advance of *C. fluminea* in the Patagonian region. The overall objectives were to analyze the progress of the invasion and population dynamics of *C. fluminea* in Patagonia, and the influence of their presence on the quality of water and sediments and also in biological assemblages of freshwater ecosystems. For the study, the Limay River was selected, in which the invasion is dispersing: its sources Lake Nahuel Huapí is free of *C. fluminea*; downstream in its middle section there are patches of small populations and towards its confluence with the Neuquén River the invasion is already widespread and abundant.

For the study, the Limay river was selected, where a diagnostic sampling of its spatial distribution was carried out on banks and annexed wetlands to non-invaded sites. For the analysis of the influence of invasion on physicochemical and biological variables, comparisons between invaded and non-invaded sites were used as a reference condition. The river (invaded: Arroyito and non-invaded: Fortín Nogueira), and reservoirs (Ezequiel Ramos Mexía invaded and non-invaded Pichi Picún Leufú) sites were sampled. Two other locations were sampled, the Pantanito wetland, in the middle Limay floodplain, and Paso Córdoba, in the Negro river. The samples from the Paso Córdoba were used in the histological analyses.

Samples of *C. fluminea* populations were collected with a shovel in the coastal areas of the environments. The samples of benthos (juveniles and adults) were taken from known surfaces 0.36 m² (depth: 30 cm), defined with a PVC quadrant and were sieved under water with meshes of 10.0 mm and 1.0 mm aperture, respectively. The presence of larvae in the plankton was sampled in the surface waters (up to 0.5 m depth) in all the sites, with a plankton net. The capacity of the species to incubate larvae in hemibranches in the region, was studied from histological slides, considering the potential dispersal capacity, of clams when they are used as live bait. In addition, a complementary questionnaire was applied to fishermen of the region, with the purpose to characterize the fishery profile and its potential role as a vector in dispersion of the species.

During the physical-chemical sampling, the following variables were determined *in situ*: temperature, pH, electrical conductivity, dissolved oxygen, percentage of saturation and granulometry. In the laboratory total water phosphorus and nitrogen, total suspended solids, chlorophyll *a* and calcium were determined in water; and organic matter, phosphorus and total nitrogen were determined in sediment. The samplings of the aquatic macroinvertebrate assemblages (benthos) were carried out with a D-shaped frame net of 30 cm in diameter and 500 µm of mesh. Three replicates were taken in each of the 4 sampling sites (surface: 30 × 150 cm). The approach of functional groups based on morphological and behavioral adaptations was applied: scrapers, piercers, shredders, collector-gatherers, collector-filterers and predators.

A net (20 µm mesh) was used for phytoplankton sampling, to filter the surface water at each sampling site. The phytobenthic samples were carried by scraping of bottom rocks. The relative abundance of taxa was reported respect to at least 300 "cell units" or "natural counting units". In these algal groups, an approach of functional groups differentiated by traits or specialized adaptations of the alphanumeric code (A-Z) was also applied.

According to the data requirements, univariate, bivariate and multivariate statistical methods were conducted, using different statistical packages. Verification of the normality and homogeneity of the variance was previously carried out, using the Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively. When it was required, the data were transformed using the $\log(x + 1)$ or square root. One-way ANOVA with invaded and non-invaded sites as a categorical variable was used to evaluate the differences between the sites, with respect to environmental variables and community metrics. In the case of data not suitable for the use of parametric methods, nonparametric ANOVA by Kruskal-Wallis ranks or the Mann Whitney test for pairs of comparisons were used. The relationships between sampling sites, abundance of *C. fluminea*, environmental variables, native mollusks, functional groups and classes of microalgae were also examined by means of ordering methods. To verify the significance of the models obtained, the Monte Carlo permutation test was used.

The results obtained showed that the invasion process of *Corbicula fluminea* in the Limay River, Patagonia was conditioned by the interaction between the requirements and ecological strategies of this invasive species and the particular environmental characteristics of this region (invasiveness and invasibility, respectively), which also determined the impacts of species. The most distant point of invasion (east to west), along the Limay River, was located in the Pantanito wetland, in the middle Limay floodplain, which. These data together with previous records, indicates a slow east-west dispersion through the Limay, comparatively to other higher dispersion rates recorded for *C. fluminea* in other environments, mainly related to the relative low temperatures. The incubation of larvae in hemibranches, also influenced by the low temperature values, is considered a strategy (invasiveness) against this environmental restriction, as juvenile individuals are released, with a higher probability of success. The dispersion through larvae in hemibranches, is also related to the anthropic dispersal of the species, as it is used as live bait. This shows the importance of fishing practices as a potential vector of the invasion in the region, which could mean a pressure of propagules for non-invaded sites.

The increase in the concentration of Ca and P in the water column was the main difference found in the invaded sites, with respect to the physical-chemical quality of the water and sediments. From these results could be inferred that the cause was the resuspension of the sediment of the insoluble salts of Ca-P as a consequence of the bioturbation by *C. fluminea* in its excavation activity. This change would have a positive feedback with the

growth of clam populations, while increasing Ca concentrations is a requirement for this species (invasiveness).

The reduction of native bivalves or organisms of the collector-filter functional group in general from invaded sites, such as gastropods, coleopterans and trichopterans, may be related to the presence of *C. fluminea*. The competition for the food resource, which was limited in the studied sites (oligotrophy) could have caused this negative impact on the abundance of some aquatic macroinvertebrates in the presence of this invasive species. The favored group of macroinvertebrates that of ephemeropterans, mainly some foraging species that show a hydrodynamic body shape and are good swimmers, which behaviorally allows better opportunities in obtaining food, which could be favored by the bioturbating action of this species. No invasion impact was observed in the algal groups of phytoplankton, but the richness and structure of the phytobenthos assemblages were affected. Evidence suggests that the presence of *C. fluminea* caused the predominance of species of algae that form long colonies and extend beyond the turbid boundary layer of microenvironments caused by the activity of the species. This strategy allows these species to exploit resources (light) that are not available to other smaller species.

The invasion could continue to advance at a slow pace throughout Patagonia, due to the low winter temperatures in the region as limitation. On the other hand, the populations would remain at relatively low densities, due to the limited food as a resource, due to the oligotrophy of most of the highest water bodies of Patagonia. The dispersal would be mainly mediated by fishing with live bait with the presence of larvae in hemibranches, and the lack of permanent control / surveillance over this main vector.

INTRODUCCIÓN

Síntesis del tema Invasión y Especies Invasoras

Una especie invasora ha sido definida como una especie exótica o no nativa que adquiere una ventaja competitiva y no presenta obstáculos naturales para su proliferación, lo que le permite dispersarse rápidamente y conquistar nuevas áreas dentro del ecosistema receptor, en el que se vuelve dominante. Esta definición hace referencia al criterio del proceso de invasión, presentado por Lockwood et al. (2007), en donde interesa la forma en que ocurre el proceso de invasión. Para otros, es una especie no nativa que se establece en hábitats o ecosistemas naturales o seminaturales, como un agente de cambio y que representa una de las principales amenazas para la biodiversidad nativa (CDB 2009; IUCN 1999; Gallardo et al. 2018).

De acuerdo a Darrigran y Brea (2018) una definición de especie invasora más acorde podría ser “aquella que como resultado de la actividad humana es introducida en el ecosistema que no es nativo, adaptándose y convirtiéndose así en un agente de cambio y amenaza para la biodiversidad nativa y con daño económico potencial”. En esta definición “como resultado de la actividad humana es introducida en el ecosistema que no es nativo”, se refiere no solo al transporte por vectores, sino también a la modificación que hacen los hombres del ambiente nativo, alterándolo y transformándolo en un “nuevo” ambiente donde las especies nativas en el “viejo” ambiente son desplazadas o actúan como invasoras en ese “nuevo” ambiente.

No obstante, las particularidades de cada definición, las especies invasoras deben atravesar una serie de pasos en el proceso de invasión (Lockwood et al. 2007), que tienen como base la teoría de las barreras: 1) geográfica, 2) ambiental, 3) reproductiva y de 4) dispersión) propuesta por Richardson et al. (2000) (Figura 1). Penchaszadeh (2005) explicó lo que estas barreras representan en el proceso de invasión: 1) la introducción inicial debe ocurrir a través de una barrera que sería insuperable naturalmente, 2) la especie invasora debe poder adaptarse al hábitat en su nueva localidad, 3) la especie invasora debe ser capaz de reproducirse en su nuevo rango de distribución y todas las etapas del ciclo de vida deben poder completarse y 4) accidental o deliberadamente, ocurre una dispersión subsiguiente ocupando un nuevo y mayor rango geográfico.

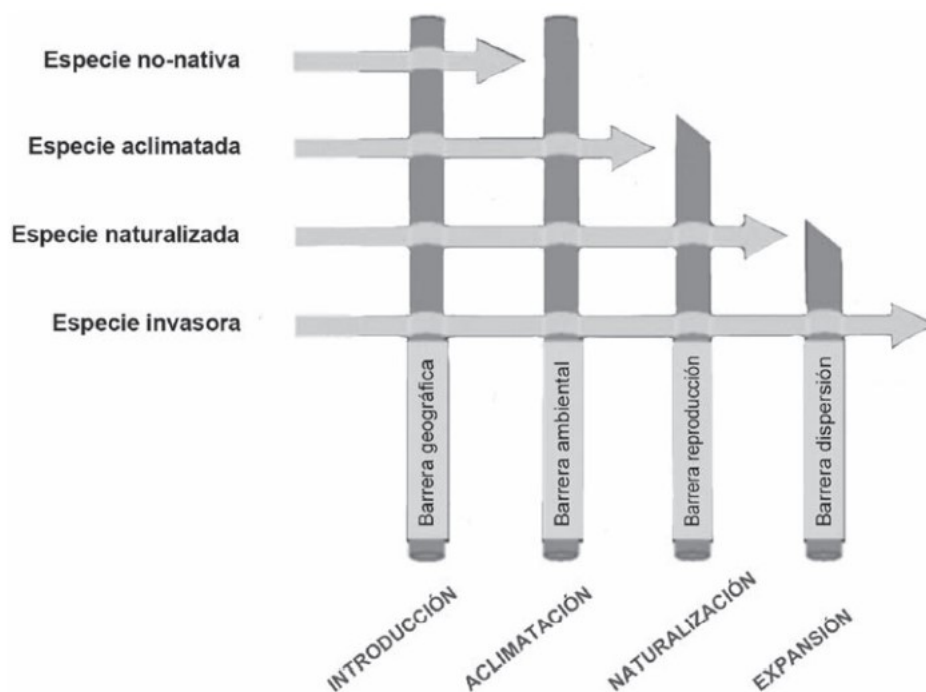


Figura I. Procesos relacionados con las invasiones y barreras geográficas, ambientales, reproducción y dispersión que debe superar una especie antes de convertirse en invasora. Tomado de Darrigran y Torres (2014).

Respecto a características que aumentan las probabilidades de éxito en un nuevo hábitat son: gran distribución geográfica con la capacidad potencial de colonizar una amplia gama de hábitats, considerable variabilidad genética y plasticidad fenotípica, tolerancia fisiológica a los cambios abióticos, tiempos de generación cortos, crecimiento rápido, madurez sexual rápida y gran fecundidad, comportamiento oportunista (estrategas r), asociación con actividades humanas y alto potencial de dispersión (Lodge 1993; Alcaraz et al. 2005; Céréghino et al. 2005).

Si bien no toda especie no nativa es una especie invasora, la introducción de especies trae aparejados problemas ambientales, económicos y sociales (Darrigran 2002). Entre ellos se pueden enumerar: la alteración de los ecosistemas naturales, convirtiéndose en especies denominadas ingenieras de ecosistemas (Darrigran y Damborenea 2011), cambios en la dieta de las especies nativas (Penchaszadeh et al. 2000), transmisión de enfermedades y pérdidas económicas en procesos industriales. A su vez, la pérdida de riqueza de moluscos no nativos se ha relacionado en América del Sur con el grado de urbanización, el comercio y el deficiente estado de conservación de estas áreas (Darrigran et al. 2020), es decir está favorecida por las actividades antrópicas.

Como las especies invasoras son difíciles de detectar en los estadios tempranos de su asentamiento, para cuando los efectos son perceptibles, la invasión ha alcanzado grandes magnitudes con graves consecuencias (Kamburskaya et al. 2013). El manejo de las invasiones biológicas es el resultado directo del desarrollo del conocimiento y la valoración de la descripción, predicción y riesgo de una invasión biológica (National Research Council 2002; Lockwood et al. 2007; Darrigran et al. 2012a; Darrigran y Damborenea 2015) en el marco de la integración de factores sociales y económicos que sustenten a dicho manejo (Darrigran y Damborenea 2006).

Los registros de especies no nativas de ambientes acuáticos se han incrementado rápidamente en todo el mundo (Lockwood et al. 2007), que indican surgimiento de especies invasoras y las alteraciones en los sistemas naturales y artificiales consecuentes. Esto ha generado un creciente interés en su estudio, relacionado a su dispersión, su impacto en la biodiversidad y su papel en la alteración de los ecosistemas (Lockwood et al. 2007; Richardson y Pysek 2008). Sin embargo, frecuentemente la información disponible en las bases de datos internacionales referidas a especies no nativas y a especies invasoras, en lo referido en especial a moluscos, es incompleta (Darrigran et al. 2020).

La “almeja asiática” *Corbicula fluminea* (Müller 1774) es una de las especies invasoras más ampliamente distribuidas en los ecosistemas de agua dulce (Sousa et al. 2008c) y posee una distribución nativa que incluye el sureste de China, Corea y el sureste de Rusia (McMahon 1982). Aunque la distribución general puede ser controvertida debido a que en ocasiones no son registrados los ejemplares vivos, el rango invadido abarca casi todos los países de Europa (con la excepción de los países del norte donde la temperatura del agua es probablemente demasiado baja para sobrevivir en invierno) y desde la Patagonia en América del Sur hasta Canadá en América del Norte (Ilarri y Sousa 2012).

Corbicula en la región

Corbicula fluminea se encuentra entre las varias especies de moluscos no nativos de agua dulce que han sido introducidos en América del Sur (Darrigran y Pastorino 2004), y es también el molusco no nativo de agua dulce más extendido en esta región (Darrigran et al. 2020). En las últimas décadas, los estudios de *C. fluminea* han demostrado una considerable dispersión geográfica (Figuras II y III) y comportamientos invasivos (Mouthon 1981; Araujo et al. 1993; McMahon 2000; Darrigran 2002; Darrigran et al. 2020). Los autores de la Figura III consultaron las bases de datos Global Biodiversity

Information Facility GBIF (www.gbif.org), Global Invasive Species Data-base GISD (www.iucngisd.org/gisd/) y Ocean Biogeographic Information System OBIS (www.obis.org); más la opinión de expertos y la revisión de literatura del tema.

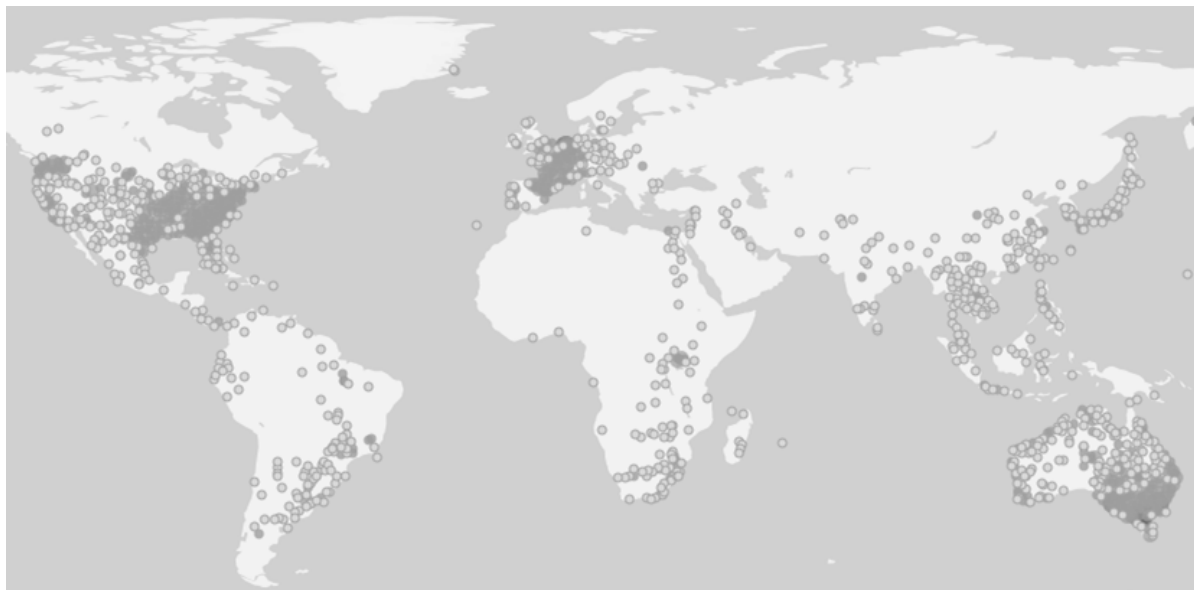


Figura II. Distribución de *Corbicula fluminea* en el mundo. Tomado de la base de datos Global Biodiversity Information Facility GBIF (www.gbif.org) que cuenta con 60.006 coordenadas de registros de la especie. Círculos más oscuros indican superposición de registros.



Figura III. Distribución de *Corbicula fluminea* en América del Sur. Tomado de Darrigran et al. (2020).

La clasificación de la especie es la siguiente, basada en la hipótesis filogenética propuesta por Ituarte y Dreher-Mansur (2020).

Bivalvia (Clase)

Venerida (Orden)

Corbiculidae (Familia)

Corbicula (Género)

Corbicula fluminea (Müller, 1774)

La primera vez que se detectó *C. fluminea* en América del Sur fue en la costa argentina del Río de la Plata (Ituarte 1981). En Argentina *C. fluminea* y *Corbicula largillierti* (Philippi 1844) ingresaron en los ambientes lóticos y lénticos anexos al Río de la Plata entre fines del '60 y mediados de los '70, posiblemente por la liberación de especímenes vivos traídos como alimento (Counts 1986) o en agua de lastre de buques (Darrigran 1992a; Paschoal et al. 2013; Crespo et al. 2015). Estas especies se dispersaron a lo largo de los principales ríos de la Cuenca del Plata (Darrigran 1992b, Corigliano y Malpassi 1993) y su presencia se ha registrado numerosos ecosistemas acuáticos como los ríos Carcarañá (Córdoba), Paraná y Uruguay, (Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes, Misiones, Chaco) y otros adyacentes. *Corbicula* spp. se extendió por la Provincia de Buenos Aires en arroyos como el Santa Catalina (Darrigran y Damborenea 2005b) y en el río Sauce Grande (Martín y Tiecher 2009) y a la Provincia de Catamarca: Río Del Valle, particularmente *C. largillierti* (Torre y Reyna 2013).

Corbicula fluminea en Patagonia

Corbicula fluminea fue hallado en las costas arenosas del río Colorado, límite norte de la Patagonia argentina (sur del país 39°01'S- 64°01'O) (Cazzaniga 1997; Martín y Estebenet 2002). En el río Negro se ha registrado en el valle superior en Paso Córdoba (39°06'45'' S, 67°37'12'' O y 39°06'47'' S, 67°36' 22'' O) (Archuby et al. 2013); en Chimpay (39° 10'S - 66° 10'O) (Cazzaniga y Perez 1999); y en sitios ubicados entre las localidades de Conesa y El Cóndor cerca de la desembocadura del río Negro al mar (desde 40°6' S, 64°27' O hasta 40°58' S, 62°49' O) (Martín y Estebenet 2002; Molina et al. 2015; Hünicken 2018). La especie fue colectada además en la Central Térmica Alto Valle sobre el río Neuquén en la ciudad de Cipolletti (38° 57' S - 68° 01'O) y aguas arriba en la ciudad de Centenario (38° 50' S - 68° 07'O) (Semenas y Flores 2005). Todas estas referencias aisladas, sin un estudio poblacional y/o ecológico de la especie en cada una de esas

localidades, señalan la necesidad de realizar estudios de base sobre el estado de la bioinvasión de *C. fluminea* en Patagonia, así como de sus posibles vectores hacia regiones no invadidas (Archuby et al. 2013).

Causas de dispersión de la especie

La introducción de *Corbicula fluminea* en los distintos países, como se mencionó anteriormente, ha sido de forma accidental, a través de agua de lastre de barcos de carga, con fines gastronómicos, como cebo para pesca deportiva y como alimento en acuariofilia (suplemento de proteína y calcio para cría de animales), entre otros (CORFLU/EEI/NA004 2013). En relación a la capacidad natural de dispersión, esta es en general favor de la corriente (CORFLU/EEI/NA004 2013; Counts 1986; Figuerola y Green 2002) aunque, a través de los vectores antes señalados, también puede trasladarse corriente arriba (Voelz et al. 1998). Los estadios de desarrollo más importantes para la dispersión natural (sin intervención humana) son la larva pedivelíger y el juvenil, que están suspendidas en la columna de agua, lo que sugiere que el transporte hidrológico es el principal medio de dispersión natural de esta especie, pues permite un rápido asentamiento aguas abajo (McMahon 1982). Pero el estado adulto posee mayor capacidad de dispersión si se considera la antropocoria (Darrigran y Damborenea 2005b), especialmente las actividades relacionadas a las pesquerías (McMahon 2000).

En todos los muestreos realizados desde Santo Tome (Provincia de Santa Fe, Argentina) hacia el norte (Brasil), encontraron larvas de *C. fluminea* en el plancton. Sin embargo, en muestras de plancton del Río de la Plata o de arroyos en diferentes locaciones, no se han encontrado larvas de *Corbicula* (sí del bivalvo también invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857)). Esto se debe, probablemente, a la temperatura menor existente en la Provincia de Buenos Aires, ya que en esta especie se ha encontrado que el desove se detiene cuando la temperatura cae por debajo de los 15 °C (Rajagopal et al. 2000). Los individuos incuban a las larvas en sus hemibranchias, hasta que estas son liberadas al agua y sedimentan (Cataldo y Boltovskoy 1999; McMahon 2000). Eso se observó para estadios juveniles de pequeñas dimensiones (alrededor de 250 µm), que se anclan a sedimentos, vegetación o superficies duras debido a la presencia de un hilo bisal mucilaginoso (Sousa et al. 2008 c), que no son planctónicos. Incluso en ambientes invadidos por estas almejas y por mejillones dorados, se sugiere que las larvas encontradas son solamente de estos últimos, debido al fenómeno de incubación de *Corbicula* (Martins et al. 2006; Houki et al. 2011; Dreher-Mansur et al. 2012).

Aunque existe la hipótesis de que la introducción de uno solo de estos individuos puede iniciar una nueva población (McMahon 2000), esto es poco probable por la alta mortalidad que a veces presenta la especie en sus estadios juveniles (McMahon 1982; Thompson y Sparks 1977). A pesar de esto, la estrategia óptima es la prevención, incluso de la introducción de individuos juveniles de estas especies invasoras, ya que los costos operativos del control se incrementan, y la probabilidad de erradicación disminuye, con el avance de la invasión (Darrigran y Damborenea 2005b, 2006).

Autoecología de Corbicula fluminea

McMahon (2000) definió a *C. fluminea* como una especie de agua dulce. No obstante, se la puede encontrar en ríos, lagos, zanjas y charcos de aguas dulces o salobres, a menudo en comunicaciones de cuerpos de agua con el mar (Aldridge 2012). Su tolerancia a ambientes con salinidades mayores que las de otros bivalvos dulceacuícolas permite considerar a esta especie como eurihalina (Bertrand et al. 2017), e incluso en condiciones experimentales tolera un rango de salinidad entre 1 y 15 psu (Morton y Tong 1985; Bertrand et al. 2017). Sin embargo, sus poblaciones estables en Argentina se encuentran en salinidades inferiores a 1 psu (Darrigran y Damborenea 2005b).

Esta especie tolera una temperatura mínima de 2°C (Janech y Hunter 1995), y en períodos cortos puede soportar temperaturas máximas de hasta 43°C sin que se produzcan mortandades masivas (Cataldo 2001). *Corbicula fluminea* tolera un amplio rango de tipos de sedimento (Flynn 2016) siendo más frecuentes: arena, limo, una mezcla de los dos (Aldridge 2012), o sustrato pedregoso (Barba-Macías y Trinidad-Ocana 2017). La preferencia por sustratos arenosos (Duarte y Diefenbach 1994; Cenzano y Würdig 2006) con tamaño de grano promedio entre 80-140 µm (Cataldo et al. 2001; Silveira et al. 2016), favorecen su enterramiento (debido a su morfología) y una buena oxigenación (Janech y Hunter 1995).

Corbicula fluminea es uno de los bivalvos con menor tolerancia a la hipoxia (Ituarte 1981; Matthews y McMahon 1995; Darrigran 1992 a,b), pero en condiciones extremas tiene la capacidad de realizar metabolismo anaeróbico (Belanger 1991). Con relación a la hidrodinámica, se sugiere que tolera un amplio intervalo de velocidad de flujo (Flynn 2016), con registros de preferencias por ambientes lóticos (corrientes) respecto a lénticos (lagos y embalses) (McMahon 1983; Darrigran 1992); o viceversa (Blalock y Herod 1999). Estas contradicciones pueden deberse a que, por un lado, los ambientes lóticos debido a las corrientes de agua, podrían favorecer al ahorro de energía relacionado con la

filtración, como se demostró para el también bivalvo *Anodonta anatina* (Englund y Heino 1996). Estas características podrían aumentar, por otro lado, las dificultades para depositar las larvas y que no sean arrastradas por la corriente (Blalock y Herod 1999).

Algunos autores consideran que el éxito de *C. fluminea* como especie invasora no se debe especialmente a su resistencia a cambios en las condiciones ambientales (McMahon 2000), sino a aspectos relacionados con su reproducción como su alta fecundidad, madurez sexual temprana, alta tasa de crecimiento e incubación branquial (Cordeiro y MacWilliams 1999). Sin embargo, otros autores le confieren a esta especie una alta plasticidad fisiológica, que les permite sobrevivir en un amplio rango de condiciones de hábitats (Byrne y McMahon 1994; Johnson y McMahon 1998; McMahon y Bogan 2001; Sousa et al. 2007a, 2008a, b).

Corbicula fluminea como ingeniero de ecosistemas

Las especies invasoras con mayores impactos al ecosistema, son aquellos que lo modifican directamente, con el consecuente efecto cascada en la biota residente (Crooks 2002). *Corbicula fluminea* se encuentra entre las especies que originan un impacto potencial al ecosistema (Kamburskaya et al. 2013). El concepto de ingeniería de ecosistemas conecta un número importante de conceptos ecológicos y evolutivos y es particularmente relevante en el manejo ambiental de especies invasoras (Gutiérrez y Jones 2008). Los ingenieros de ecosistemas son organismos que cambian el ambiente abiótico alterando físicamente su estructura y función, con gran impacto ambiental y económico (Souza et al. 2009).

El impacto en el ecosistema de algunos moluscos invasores no es siempre igual a lo largo del tiempo (Karatayev et al. 2002; Darrigran y Damborenea 2011). Esto se debe a que, en algunas especies, el impacto que provocan está relacionado a la interacción especie-ambiente, y a su crecimiento poblacional, que son variables en el tiempo (Hicks 2004). Por ejemplo, primero hay cierto lapso durante el cual la población permanece estable, sin crecimiento poblacional, y con relativa baja densidad (estado de reposo). Inmediatamente luego de este estado, la invasión comienza a ser exponencial, período durante el cual el impacto al ambiente es directo (Darrigran y Damborenea 2006; Darrigran y Damborenea 2011). En cambio, cuando las densidades poblacionales se estabilizan a valores menores al pico máximo alcanzado (Dreher-Mansur et al. 2003, 2012), es cuando estos moluscos invasores actúan como ingenieros de ecosistemas (Darrigran y Damborenea 2011).

Efectos físico-químicos de la presencia de *Corbicula fluminea* en la columna de agua y el sedimento

Los organismos filtradores requieren procesar grandes volúmenes de agua para realizar sus necesidades metabólicas y reproductivas. Como consecuencia, altas densidades de organismos filtradores modifican sustancialmente el ambiente. En particular *C. fluminea* puede alterar el flujo de energía y el ciclo de nutrientes (Beaver et al. 1991), pues su actividad influye en el reciclado y mineralización, en la sedimentación, así como también la disponibilidad de oxígeno (Karatayev et al. 2007b).

Mediante la filtración pueden incrementar la penetración de luz en la columna de agua. Asimismo, transfiere partículas presentes en la columna de agua al sedimento en forma de heces o pseudoheces (Ricciardi et al. 1997). Esto origina en primer lugar agua más transparente, con incremento de la profundidad de la zona fótica (Boltovskoy et al. 2009; Darrigran y Damborenea 2011), lo que puede modificar la abundancia y composición del plancton (Cataldo y Boltovskoy 2000). En segundo lugar, genera un ambiente de fondo rico en materia orgánica, lo que puede favorecer el crecimiento de la vegetación subacuática (Boltovskoy et al. 2009; Darrigran y Damborenea 2011). De este modo, se modifican las interacciones tróficas y la disponibilidad de alimento para especies bénticas y pelágicas (Boltovskoy et al. 2009); en particular los detritívoros se favorecen por el aumento de materia orgánica en los sedimentos (Karatayev et al. 2007b).

Efectos de *Corbicula fluminea* sobre los ensamblajes de macroinvertebrados

En el estudio de invasiones biológicas en ecosistemas acuáticos debe considerarse, además de la cuantificación de la población de los invasores, la estructura de la comunidad bentónica, con el objetivo de verificar los cambios e impactos en esta fauna, de gran importancia para el mantenimiento de los ecosistemas acuáticos y sus niveles tróficos (Pereira et al. 2012). En general las especies de bivalvos invasores originan cambios bióticos y estructurales que influyen en la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (Darrigran et al. 1998; Werner 2014). Por ejemplo, la presencia de *Corbicula fluminea* provee un sustrato duro biogénico mediante los restos de valvas que, al morir, proporciona estructuras físicas persistentes y a menudo abundantes (Strayer et al. 1999; Gutiérrez et al. 2003), las cuales funcionan como hábitat, refugio y sustrato para otras especies (Crooks 2002; Gutiérrez et al. 2003).

Por su parte la actividad filtradora de *Corbicula fluminea* reduce los procesos de eutrofización (Beaver et al. 1991; Phelps 1994; McMahon 2002), y aumenta la claridad del agua, lo cual puede aumentar la cubierta de vegetación sumergida (Phelps 1994). Esto secundariamente puede tener efectos para las comunidades de macroinvertebrados, debido a que al favorecerse los macrófitos, estos proporcionan hábitat estructural, refugios, superficie para crecimiento de algas epifitas, tejidos de hojas /tallos, recursos detríticos, entre otros, que pueden ser consumidos por macroinvertebrados herbívoros, o detritívoros especializados (Ruhí et al. 2016). Varios estudios han relacionado la riqueza, abundancia y grupos funcionales de macroinvertebrados en los estanques con la presencia y los tipos (sumergidos y emergentes; arquitectura del tallo) de macrófitos (Hiden et al. 2005; Bazzanti et al. 2010; de Mendoza et al. 2012).

Por otro lado, se ha mostrado que los bivalvos invasores tienen efectos negativos por competencia con los bivalvos nativos, disminuyendo su abundancia y diversidad en los ecosistemas de agua dulce de América del Norte y Europa (Araujo et al. 1993; Williams et al. 1993; Strayer 1999; Aldridge y Müller 2001; McMahon 2002; Sousa et al. 2005, 2006b, 2007a, 2008, 2014). Algunos posibles causas son el desplazamiento y/o reducción del hábitat disponible para otras especies (Vaughn y Hakenkamp 2001) o la alimentación por filtración por *C. fluminea* que afecta negativamente el reclutamiento de otras especies (por ejemplo, unióidos y esféridos juveniles) (Yeager et al. 1994; Hakenkamp y Palmer 1999).

Efectos sobre el fitoplancton, fitobentos y productividad primaria del ecosistema invadido por *Corbicula fluminea*

Altas densidades y tasas de filtración de *C. fluminea* provocan un mayor consumo con disminución del fitoplancton (Cohen et al. 1984), cambios en la estructura de estos ensambles planctónicos (Boltovskoy et al. 1995). Como consecuencia, se reduce el alimento disponible para otros organismos suspensívoros. La productividad del fitoplancton está además afectada indirectamente por la influencia de la especie en la dinámica de los nutrientes, particularmente en el ciclo del nitrógeno (Beaver et al. 1991; Chappell et al. 2019). *C. fluminea* puede causar incremento de este nutriente en el agua mediante excreción/liberación de formas inorgánicas (principalmente amonio) (Bartoli et al. 2003; Ruginis et al. 2014) y por transferencia del sedimento a la columna de agua a través de la bioturbación (Coelho et al. 2018), o disminución como consecuencia de la filtración de nutrientes de la columna de agua (Patrick et al. 2017).

El consumo masivo de fitoplancton también puede provocar alteraciones en la productividad primaria y en los niveles tróficos superiores, lo cual provoca una reducción en la riqueza y densidad de peces comerciales, mientras se favorecen las especies malacófagas (Robinson y Wellborn 1988). La clarificación del agua provocada por las altas tasas de filtración de la almeja asiática favorece el crecimiento de macrófitas enraizadas, transfiriendo la productividad primaria desde el plancton a las comunidades bentónicas (McMahon 2000).

Hipótesis y objetivos

Hipótesis

- Las poblaciones de *Corbicula fluminea* en la Patagonia tienen características ecológicas y de dispersión semejantes a las de otras regiones de la Argentina.
- En la Patagonia, los individuos que salen de las hemibranquias de las almejas son juveniles, por lo que no pasan por un estado planctónico en su ciclo de vida y se entierran.
- La pesca con uso de carnadas vivas es el principal vector en la dispersión de *C. fluminea* en Patagonia.
- La invasión de *C. fluminea* afecta la dinámica físico-química de los ecosistemas acuáticos de Patagonia.
- La invasión de *C. fluminea* en los ecosistemas acuáticos de Patagonia afecta la composición y estructura de los ensamblajes de macroinvertebrados.
- La invasión de *C. fluminea* en los ecosistemas acuáticos de Patagonia afecta la composición y estructura de los ensamblajes de microalgas (plancton y bentos).

Objetivos generales

- 1- Caracterizar el estado de avance de la invasión y dinámica poblacional de *C. fluminea* en la Patagonia.
- 2- Explorar la influencia de *C. fluminea* en la calidad del agua y sedimentos de los ecosistemas acuáticos de la región.
- 3- Explorar la influencia de *C. fluminea* en los ensamblajes biológicos asociados en la región (macroinvertebrados y microalgas).

Objetivos específicos

- 1- Realizar un diagnóstico de la dispersión espacial de la invasión de *Corbicula fluminea* en el río Limay, a través de larvas, juveniles y adultos.
- 2- Caracterizar la dinámica poblacional de *C. fluminea* y su capacidad de dispersión a lo largo del río Limay.
- 3- Caracterizar el perfil de pesquería de la región con uso de carnadas vivas y su potencial rol de vector en la dispersión de *C. fluminea* en la Patagonia.
- 4- Comparar las características poblacionales de *C. fluminea* con un clima frío y seco presente en el río Limay (meseta patagónica) con otras estudiadas para climas templado y subtropical de América del Sur.
- 5- Explorar el impacto de la invasión de *C. fluminea* en la calidad físico-química del agua y los sedimentos de dos sistemas hidrológicos característicos del río Limay: embalses (léntico) y tramos de río (lótico), considerando la variable estacional (otoño, invierno, primavera y verano).
- 6- Explorar la influencia de *C. fluminea* en la composición y estructura de los ensambles de macroinvertebrados, incluidas las especies nativas de moluscos presentes en el río Limay y su estado de conservación.
- 7- Explorar la influencia de *C. fluminea* en la composición y estructura de los ensambles de fitoplancton y fitobentos en el río Limay, así como sus relaciones con la distribución de *C. fluminea*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Patagonia

La Patagonia argentina se extiende de 35° a 39 ° Longitud Oeste y de 36° S hasta los 55° Latitud Sur, con los ríos Colorado y Barrancas como límite norte. El clima regional es continental (Speck et al. 1982), que va desde templado frío y húmedo cerca de la Cordillera de los Andes, Patagonia andina, hasta árido en la estepa o meseta patagónica, las dos subregiones de Patagonia (De Aparicio y Difrieri 1985). La lluvia cae principalmente a finales del invierno y principios de la primavera. Debido a la pérdida de humedad de los vientos del oeste predominantes, hay un fuerte gradiente de oeste a este en la precipitación anual: 2700 mm/año en la frontera entre Argentina y Chile (altitud: 1020 m); y a solo 50 km al este (altitud 800 m), solo 500 mm/año. En la meseta patagónica (800 m), la precipitación anual es de 150 mm/año. La temperatura media anual oscila entre 3°C a gran altura (por encima de 2000 m), 8°C en valles mejor protegidos en los Andes y entre 7,5 y 12,5 °C en la estepa (Díaz et al. 2007).

La región andina se caracteriza además por numerosos lagos de origen tectónico-glacial, químicamente muy diluidos y que tienden a estar dominados por sílice (Pedrozo et al. 1993). Además, son mayormente oligotróficos y adecuados para la piscicultura intensiva (Temporetti et al. 2001). Los tipos de roca dominantes son los granitos y las dioritas en los Andes (Drago y Quirós 1995). Los suelos patagónicos andinos, derivados principalmente de cenizas volcánicas, están poco desarrollados, aunque son ricos en alófono, lo que se relaciona con concentraciones de fósforo (P) más altas, pero con mayor retención de este (siete veces más altas), si se compara con los suelos molisoles (Mazzarino et al. 1998). Incluso, se han relacionado las bajas concentraciones de fósforo en los lagos andinos con la alta retención de P de los suelos alofánicos predominantes en la región (Baigún et al. 2006).

En contraste, la región de meseta se caracteriza por la presencia de embalses con fines hidroeléctricos. Los tipos de rocas dominantes son los basaltos (Drago y Quirós 1995) y sus suelos son típicamente alcalinos con alto contenido de sal; el balance hidrológico es negativo y dominan los procesos de salinización. En particular, hacia el este, con el aumento de la aridez, los suelos molisoles y los aridisoles (Del Valle 1998) se vuelven dominantes en esta subregión de meseta.

Río Limay. Cuerpos de agua y Cuenca

Los sitios estudiados se localizan en la subregión de la meseta patagónica. En particular, se seleccionaron sitios invadidos y no invadidos en ambientes de río y embalses del río Limay. El sistema hídrico del río Limay cuenta con cinco embalses, a saber, Alicurá, Piedra del Águila, Pichi Picún Leufú, Ezequiel Ramos Mexía y Arroyito, construidos principalmente para la generación de energía eléctrica, de los cuales Piedra del Águila y Alicurá se encuentran entre los cinco más grandes de todo el país (Ortega 2009). Comparativamente con otras regiones del país, se considera que las cuencas de los embalses del Limay tienen un uso agrícola prácticamente nulo, lo que deriva en un nivel de nutrientes indetectable, con bajos sólidos en suspensión y bajo grado de mineralización del agua, con una elevada calidad del agua para cualquier uso (Daniele et al. 2005).

Sin embargo, en estas cuencas se registran varias fuentes contaminantes que tienen como cuerpo receptor las aguas de los ríos y lagos. Estas son vuelcos cloacales, industriales, pluviales, de agroquímicos, de lixiviados originales por residuos sólidos urbanos y accidentales (AIC 2011). Todos estos vuelcos generan un proceso contaminante que puede ser transitorio o permanente de acuerdo a la persistencia de los elementos orgánicos y/o inorgánicos, y al poder de dilución y degradación del cuerpo receptor (AIC 2011).

Con relación a las características hídricas de los embalses del río Limay (Alicurá, Piedra del Águila, Pichi Picún Leufú, Ezequiel Ramos Mexía y Arroyito), su ubicación en regiones con una estacionalidad hídrica marcada, origina la existencia de altos caudales durante los períodos de estiaje, que ocasionan cambios significativos en las zonas del valle, con mayor heterogeneidad espacial (zonas de cauces anastomosados) (Daniele et al. 2005). Esto ocasiona aumentos en la productividad primaria, debido a la inundación de áreas del valle que habitualmente permanecían secas en verano, y aumentos en la diversidad específica, debido a la incorporación de nuevas comunidades (Gabellone y Sarandón 1996; Sarandón et al. 1997, 2000).

Los embalses del río Limay tienen otras particularidades, por ejemplo, históricamente en los embalses Ezequiel Ramos Mexía y Arroyito, tienen lugar eventos de generación de altas densidades de algas planctónicas que pueden afectar los sistemas de potabilización, tanto en la calidad del producto como en los procesos de purificación. En algunos casos, algunas algas como cianobacterias producen metabolitos tóxicos, los cuales pueden impactar sobre la salud humana y otros componentes de la biota. Sin embargo, los

registros de los últimos años parecerían indicar una declinación de las concentraciones de cianobacterias en los embalses de la cuenca del río Limay (AIC 2011).

Diseño de muestreos y métodos

Para la determinación del estado de avance de la invasión de *Corbicula fluminea* en el río Limay se realizó un muestreo diagnóstico de su distribución espacial en riberas y humedales anexos hasta encontrar tramos no invadidos. El mismo se realizó relevando la heterogeneidad de hábitats presentes en el río (cauce principal, cauces secundarios, lagunas y humedales en planicies de inundación, etc.).

Para el cumplimiento de los objetivos 5, 6 y 7 que requerían la comparación entre sitios invadidos y no invadidos, como condición de referencia respecto a sus características ecológicas, se muestrearon las secciones del río [invadido: Arroyito (AR) y no invadido: Fortín Nogueira (FN)], y de embalses [invadido Ezequiel Ramos Mexía (RM) y no invadido Pichi Picún Leufú (PL)] del río Limay en las cuatro estaciones del año, entre mayo de 2017 y febrero de 2019 (Tabla I). Los muestreos de los embalses se iniciaron durante el invierno de 2017. Los muestreos de las secciones de los ríos, comenzaron en mayo-junio de 2017. En julio de 2018, se llevó a cabo el muestreo de otoño en los ambientes lénticos, los que fueron considerados excepcionalmente como muestreos de otoñales (RM-O y PL-O). Los muestreos de verano de los cuatro sitios se tuvieron que posponer hasta febrero de 2019 por problemas logísticos en el muestreo planificado para febrero-marzo de 2018 (Figura IV).

Para el cumplimiento del objetivo 3, se consideraron los datos registrados en los sitios invadidos: del río Limay (AR y RM), el humedal Pantanito, y del río Negro (Paso Córdoba). Este último solamente para la determinación de larvas en branquias, en una población registrada previamente (Archuby et al. 2013). En los sitios del río Limay se analizó la dinámica poblacional y se la relacionó con las descripciones en otras regiones climáticas (tropical y templada). El conocimiento de la dinámica poblacional, facilita el diseño de planes de manejo de la invasión y el control de su dispersión. La recopilación de datos de posibles vectores de dispersión de *C. fluminea* se realizó considerando la investigación sobre la dispersión de esta especie y *Limnoperna fortunei* en la Cuenca del Plata (Belz et al. 2012).

Todas las siglas y abreviaturas utilizadas en la tesis fueron listadas en ANEXOS.

Tabla I. Muestreos por sitios e identificación de muestras (sitios de río: AR: Arroyito, FN: Fortín Nogueira; sitios de embalse: RM: Ezequiel Ramos Mexía, PL: Pichi Picún Leufú). V: Verano; O: Otoño; I: Invierno; P: Primavera

Sítios/ Estación	Invadidos		No invadidos	
	AR	Fecha	FN	Fecha
Lóticos	AR-V	19/02/2019	FN-V	19/02/2019
	AR-O	07/06/2017	FN-O	30/05/2017
	AR-I	18/09/2017	FN-I	18/09/2017
	AR-P	05/12/2018	FN-P	05/12/2018
	RM		PL	
Lénticos	RM-V	19/02/2019	PL-V	19/02/2019
	RM -O	16/07/2018	PL-O	16/07/2018
	RM -I	20/09/2017	PL-I	20/09/2017
	RM -P	10/12/2018	PL-P	05/12/2018

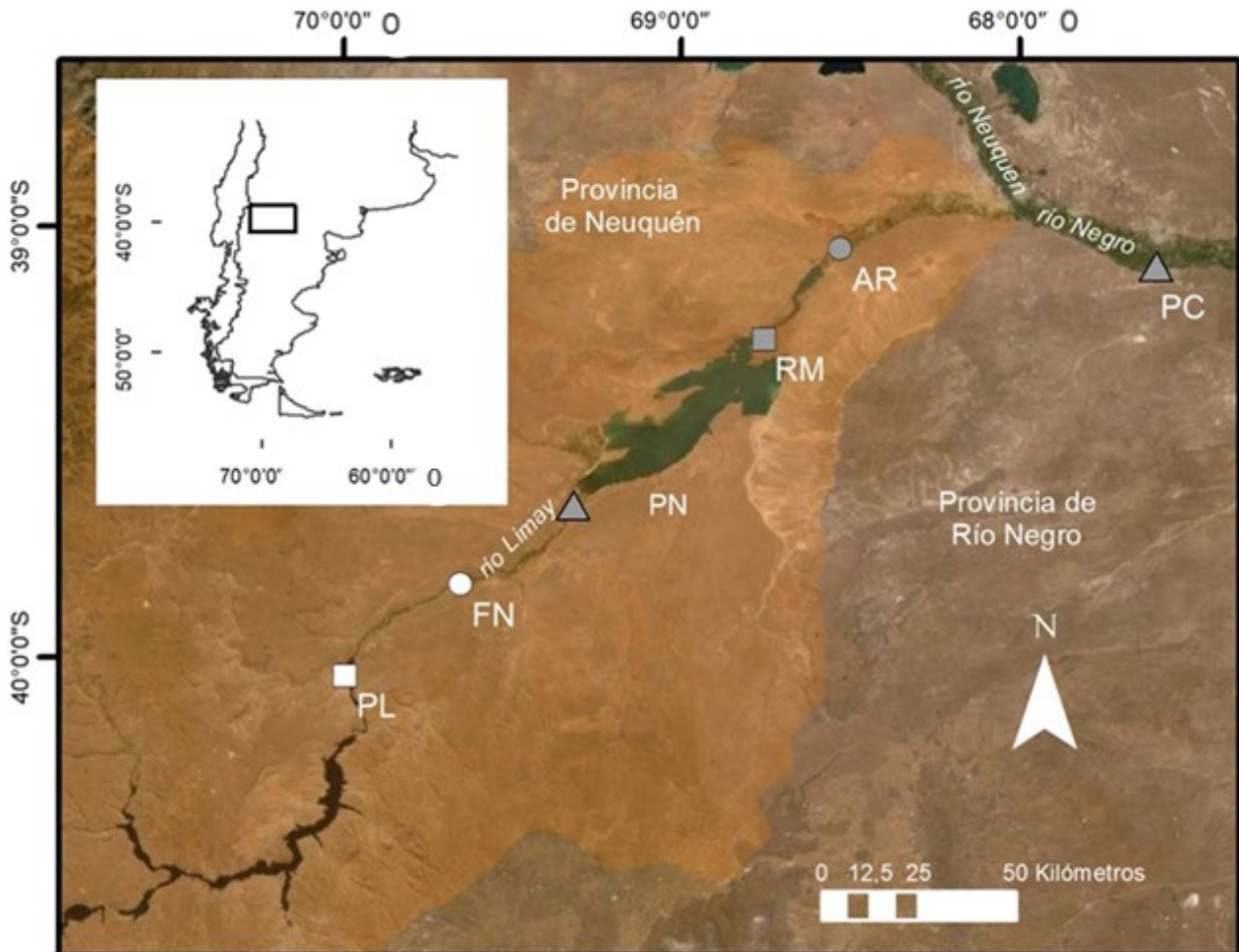


Figura IV. Sitios de muestreo en las secciones del río [círculos: Arroyito (AR) y Fortín Nogueira localidades (FN)], embalses [cuadrados: Pichi Picún Leufú (PL) y Ezequiel Ramos Mexía (RM)], el humedal Pantanito (PN) del río Limay, y la localidad de Paso Córdoba (PC) en un tramo del río Negro. Los símbolos blancos marcan los sitios no invadidos y los grises los invadidos.

Desarrollo del Objetivo específico 1- Realizar un diagnóstico de la dispersión espacial de la invasión de *Corbicula fluminea* en el río Limay a través de larvas, juveniles y adultos.

Se relevaron diferentes sitios desde la confluencia del río Limay con el río Neuquén (ciudad de Neuquén) hacia aguas arriba, hasta determinar el límite de la dispersión de *C. fluminea*. Se tomaron 48 (16 x 3 réplicas) muestras de bentos y 16 muestras cualitativas de plancton, y se fijaron con los métodos recomendados en la literatura. De los materiales colectados, se seleccionaron ejemplares representativos que fueron depositados en la Colección Malacológica del Museo de la Plata (UNLP).

Desarrollo del Objetivo específico 2- Caracterizar la dinámica poblacional de *Corbicula fluminea* y su capacidad de dispersión a lo largo del río Limay.

En cada una de las muestras tomadas de los sitios invadidos analizados del río Limay, se determinaron los atributos poblacionales de *C. fluminea* como métricas, densidad, composición polimodal y crecimiento. En las 16 muestras de plancton se usaron para detectar y cuantificar la presencia de estadios larvales, así como establecer el estado de desarrollo de las mismas (Fuller y Lutz 1989; Darrigran et al. 2007, 2012b; Ezcurra de Drago et al. 2006). Se analizó la potencialidad de las poblaciones de la región de incubar larvas en hemibranchias, a partir de cortes histológicos, y su potencial capacidad dispersante, cuando las almejas son usadas como carnada viva. La fijación de las muestras y conservación de cortes histológicos se realizó según protocolos de metodologías referenciadas.

Desarrollo de los Objetivos específico 3: Caracterizar el perfil de pesquería de la región con uso de carnadas vivas y su potencial rol de vector en la dispersión de Corbicula fluminea en la Patagonia.

Se evaluó el uso de adultos vivos como carnada para pesca (Belz et al. 2012) como potencial vector en la dispersión. Se realizaron entrevistas y encuestas con las dependencias gubernamentales de las provincias de Río Negro y Neuquén, como la Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas (AIC) y la Dirección de Pesca de la Provincia de Río Negro, así como a lugareños y pescadores, a los efectos de evaluar el rol de vector que cumple la pesquería en la dispersión de la especie en la región.

Desarrollo del Objetivo específico 4 - Comparar las características poblacionales de Corbicula fluminea con un clima frío y seco presente en el río Limay (meseta patagónica) con otras estudiadas para climas templado y subtropical de América del Sur:

En esta sección se utilizó la bibliografía existente en el tema: tropical (Paschoal et al. 2015) y subtropical (Aldridge y McMahon 1978; Massoli y Tasso-Callil 2016), mediterráneo (Eng 1979); y templado (Cataldo y Boltovskoy 1999; Darrigran y Maroñas 1989; Ituarte 1985); que son ejemplos de estudios de la invasión de la especie en el continente americano. La recopilación de resultados y su análisis estadístico permitió la comparación del crecimiento de *Corbicula fluminea* con otros ecosistemas con diferentes características ambientales. Esto se realizó mediante una revisión de la bibliografía publicadas.

Desarrollo del Objetivo específico 5- Explorar el impacto de la invasión de Corbicula fluminea en la calidad físico-química del agua y los sedimentos de dos sistemas

hidrológicos característicos del río Limay: embalses (léntico) y tramos de río (lótico), considerando la variable estacional (otoño, invierno, primavera y verano).

Se tomaron 16 muestras para las mediciones puntuales de las variables fisicoquímicas se realizó conjuntamente con el muestreo biológico. En la columna de agua se determinaron *in situ* temperatura, pH, conductividad eléctrica, oxígeno disuelto y su porcentaje de saturación. Para determinaciones de otras variables se tomaron muestras de agua y de sedimento que se mantuvieron refrigeradas (4°C) hasta su posterior análisis en laboratorio, según métodos estandarizados. Las muestras de agua se usaron en las determinaciones en el laboratorio de fósforo total, nitrógeno total, sólidos suspendidos totales, clorofila *a* y calcio. Las muestras de sedimento se usaron en los análisis de materia orgánica, fósforo total y nitrógeno total. Se determinó además la granulometría del sedimento mediante la metodología de Bevenger y King (1995).

La variación de los parámetros según sitios invadidos/no invadidos fue tomada como referencia de la influencia de la invasión de *C. fluminea* sobre el ecosistema, a fin de comprobar su carácter de “ingeniero de ecosistemas”. Otros estudios previos en la región también fueron usados como referencia de la influencia o impacto de la invasión.

Desarrollo del Objetivo específico 6- Explorar la influencia de Corbicula fluminea en la composición y estructura de los ensambles de macroinvertebrados, incluidas las especies nativas de moluscos presentes en el río Limay y su estado de conservación.

Conjuntamente con los muestreos de *C. fluminea*, se realizó la colecta de macroinvertebrados (16 x 3 réplicas= 48 muestras; ver detalles en Capítulo 3). Los moluscos invasores afectan a las comunidades de moluscos nativos (Martin y Darrigran 1994; Darrigran et al. 1998), por lo cual se comparó la composición de la malacofauna en zonas no invadidas e invadidas, para caracterizar la influencia de la invasión sobre las comunidades nativas. Se analizó además la influencia de la invasión *C. fluminea* sobre los ensambles de macroinvertebrados en general.

Desarrollo del Objetivo específico 7- Explorar la influencia de C. fluminea en la composición y estructura de los ensambles de fitoplancton y fitobentos en el río Limay, así como sus relaciones con la distribución de Corbicula fluminea.

Para el muestreo del fitoplancton se usó una red de fitoplancton (malla de 20 µm) para filtrar el agua superficial en cada sitio de muestreo, y las muestras (16) se fijaron con

formaldehído (4 %). Se muestreó además el fitobentos (16 muestras) según los protocolos de muestreo y análisis de fitobentos de la Directiva del Marco del Agua de Europa (DMA 2005). En la cuantificación del fitoplancton y fitobentos se reportó la abundancia relativa de taxones.

Los detalles metodológicos correspondientes a cada tema se describen en cada capítulo.

Análisis estadístico

La descripción, análisis y evaluación de los datos físico-químicos y biológicos obtenidos se realizaron de acuerdo a los requerimientos de cada parte de la tesis mediante la aplicación de métodos estadísticos univariados, bivariados y multivariados. y la utilización de diferentes paquetes estadísticos. En los casos en los que fue necesario, se realizó previamente una verificación de la normalidad y homogeneidad de la varianza mediante la prueba de Shapiro-Wilk y la prueba de Levene, respectivamente y, cuando se requirió se transformaron los datos mediante el log (x+1) o raíz cuadrada (Gotelli y Ellison 2004). Para un análisis estadístico exploratorio se calculó la correlación no paramétrica de Spearman (Sokal y Rohlf 1995), entre las métricas calculadas de las comunidades y las variables fisicoquímicas, y mediante gráficos de dispersión bivariados.

Para evaluar las diferencias en las variables ambientales y métricas de las comunidades entre los sitios se utilizó ANOVA de una vía con sitio invadido/no invadido como variable categórica y la prueba de significancia de Tukey. En el caso de datos no aptos para el uso de métodos paramétricos, se utilizó ANOVA no paramétrico por rangos de Kruskal-Wallis o la prueba de Mann Whitney para pares de comparaciones (Ludwing y Reynolds 1988).

Las relaciones entre los sitios de muestreo, abundancia de *C. fluminea*, variables ambientales, moluscos nativos, grupos funcionales y clases de microalgas fueron también examinadas mediante métodos de ordenamiento (CANOCO 4.5) (Ter Braak y Smilauer 2002). Para verificar la significancia de los modelos obtenidos se utilizó el test de permutación de Monte Carlo (9999 permutaciones) (Ter Braak y Smilauer 2002).

CAPÍTULO 1 Dinámica poblacional de *Corbicula fluminea*

Introducción

Entre las diversas especies no indígenas de moluscos de agua dulce que se introdujeron en las últimas décadas en América del Sur (Darrigran y Pastorino 2004; Darrigran et al. 2020), la especie invasora *Corbicula fluminea* es una de las especies invasoras faunísticas más importantes en ecosistemas acuáticos (Sousa et al. 2008 a,b). Todavía es una plaga en expansión, clasificada como uno de los 100 peores invasores biológicos (DAISIE 2008).

En América del Sur, se estima que la especie ingresó por Argentina a través del Río de la Plata, entre fines de la década de 1960 y mediados de la década de 1970 (Darrigran 1992a), y se diseminó a lo largo de los principales ríos de la Cuenca del Plata (Darrigran 1992b, 2002; Corigliano y Malpassi 1993) a saber: Carcarañá, Paraná, Uruguay, Sauce Grande, y en distintas provincias como Córdoba, Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes, Misiones, Chaco y Buenos Aires (Darrigran y Damborenea 2005b; Martín y Tiecher 2009; Reshaid et al. 2017).

Desde su invasión en América del Sur, la dispersión de *C. fluminea* en Argentina fue primeramente hacia el norte. Se considera que recién a partir de mediados de los '90 (Cazzaniga 1997) se dirigió también hacia el sur, más precisamente a la Patagonia argentina. Es posible, según Semenas y Flores (2005) que su dispersión sea más lenta debido a las bajas temperaturas de la zona, como una restricción para una mayor o al menos más rápida invasión. En predicciones de los hábitats que pueden ser idóneos para *C. fluminea*, con análisis de 19 variables ambientales, la temperatura mínima de los sitios resultó ser la de mayor influencia en esta “idoneidad de hábitats” para la distribución de la especie (Gama et al. 2016). En estos estudios, de acuerdo a las características ambientales de los sitios invadidos por la especie en todo el mundo, no está considerada gran parte de Patagonia argentina como hábitat probable para la especie en la actualidad (Gama et al. 2016), ni dentro de cincuenta años con aumentos teóricos de temperatura por el cambio climático (Gama et al. 2017), afirmación que se contrapone con la evidencia empírica desarrollada en esta tesis.

Sin embargo, *Corbicula fluminea* se registró en el río Colorado, el límite norte de la Patagonia (Cazzaniga 1997; Darrigran y Damborenea 2005a), y en otros extensos ecosistemas acuáticos de la región, como el río Negro desde su origen, en la confluencia de los ríos Limay y Neuquén (Archuby et al. 2013; Cazzaniga y Pérez 1999; Martín y Estebenet 2002; Molina et al. 2015; Semenas y Flores 2005), con registros aguas arriba

por el río Neuquén desde esta confluencia (Semenas y Flores 2005) y hasta los embalses Mari Menuco y Los Barreales (P. Macchi com. pers.) En el río Limay se registró en su confluencia con el río Traful, de acuerdo a registros del Museo de La Plata (ID: 8030), y en el embalse Ezequiel Ramos Mexía (Pérez 2017).

La presencia de esta especie invasora genera impactos en la estructura y funcionamiento ecosistémicos, además de impactos socioeconómicos. En el caso de las afectaciones ecosistémicas estos pueden incluir bioturbación de los sedimentos (Pigneur et al. 2014a, Kamburskaya et al. 2013), impacto a las comunidades nativas (Sousa et al. 2005, 2006), reducción de la productividad primaria (Lopez et al. 2006), entre otros. Los efectos negativos socioeconómicos están relacionados con su acción como "biofouler" al crecer y establecer grandes poblaciones en equipos o estructuras subacuáticas industriales, ocasionando "macrofouling". Si bien en América del Sur existen pocas menciones de "macrofouling" causada por *C. fluminea* en sistemas artificiales de hidroléctricas y termoeléctricas (Santos et al. 2012), en América del Norte se han registrado varias afectaciones en instalaciones industriales, como plantas de tratamiento de agua potable y centrales eléctricas (Williams y McMahon 1986).

Los impactos conocidos en estas instalaciones son el aumento de la corrosión, la obstrucción de tuberías, la reducción de la eficiencia de los sistemas de enfriamiento de agua y el mal funcionamiento de la unidad de protección contra incendios, entre otros (Rosa et al. 2011). Esto podría ser particularmente importante en la región, donde por ejemplo el río Limay cuenta con cinco embalses construidos, como Alicurá, Piedra del Águila, Pichi Picún Leufú, Ezequiel Ramos Mexía (Chocón), para la generación de energía hidroeléctrica. Además, es una de las principales fuentes de abastecimiento de agua de las provincias Río Negro y Neuquén.

De acuerdo a Hicks (2004), para prevenir el avance de una invasión, además de tener presente la relación entre el taxón introducido y los distintos ambientes, con el amplio rango de interacciones posibles, se debe contar con otro tipo de información. Por ejemplo, el análisis de los vectores es importante para generar conocimientos que permitan establecer estrategias de manejo e identificar los requerimientos que deben considerarse en las regiones sensibles de ser invadidas (Rumi et al. 2008).

Debido a que la dinámica poblacional de una misma especie varía entre diferentes hábitats, por el papel del ambiente en la biología de los individuos (Fletcher 1984), los objetivos de este capítulo fueron caracterizar la dinámica de la población (densidad, estructura de la población, crecimiento, alometría y dispersión) de *Corbicula fluminea*

como especie invasora de sitios lóticos y lénticos del río Limay en la Patagonia argentina, así como analizar las probables formas de dispersión natural y antrópica. Respecto las formas de dispersión se analizó además si las poblaciones de *C. fluminea* de la región patagónica son potencialmente incubadoras, y si esta capacidad pueda actuar como factor dispersante si las almejas son usadas como carnada viva.

Materiales y métodos

Muestreo, características morfológicas y densidad

Se realizó un muestreo prospectivo por ambientes costeros de zonas de embalses, río, y humedales aledaños del río Limay, hasta determinar el punto de máximo avance de la invasión de *C. fluminea* y definir sitios costeros apropiados para muestreos desde la orilla. Se seleccionaron para análisis comparativos de la dinámica poblacional estacional dos ambientes hidrológicos diferentes: río (Arroyito: AR) y embalse (Ramos Mexía: RM). Adicionalmente también se muestreó en una sola estación, la zona de un humedal poco profundo, de la llanura de inundación del río Limay (Pantanito: PN), que fue el sitio de máximo avance encontrado.

Como uno de los métodos apropiados para la colecta de bivalvos del tamaño de *Corbicula* es la extracción del sedimento con una pala (Cummings y Graf 2010), este se usó en todos los sitios de zonas de costa de los distintos ambientes analizados. Para el análisis de la población de juveniles y adultos de *C. fluminea* se extrajeron los primeros 30 cm del fondo del cuerpo de agua, en áreas de muestreo de 0,36 m² (tres réplicas por sitio), marcadas con un cuadrante de caño de PVC (Figura 1.1). Todas las muestras de sedimentos se pasaron a través de dos tamices con tamaño de malla de 10,0 mm y 1,0 mm, colocados uno encima del otro respectivamente. Los individuos > 10,0 mm de *C. fluminea* se separaron en el campo. Las muestras de sedimento 0,1-10 mm se preservaron en bolsas plásticas para su posterior procesamiento y separación de individuos de tallas pequeñas, con ayuda de pinzas entomológicas y pinceles (Figura 1.2).



Figura 1.1 Materiales de muestreo poblacional de *C. fluminea*: a) pala metálica y cuadrante de PVC (0,36 m²), b) mallas de 10 y c) 1 mm² de apertura. Estas últimas se colocaron encima y debajo, respectivamente durante el tamizado de los sedimentos.

Las muestras se conservaron en etanol al 70%. Las dimensiones de los individuos fueron: longitud máxima (LV: antero-posterior), alto (AIV: desde el umbo hasta el margen ventral) y el ancho (AnV: distancia máxima perpendicular al plano formado por el LV y el AIV) de la valva (Figura 1.3). Se midió la LV de los 2.823 individuos de *C. fluminea* colectados, más AIV y AnV de 2.771 individuos que presentaban excelente estado de conservación de las valvas. Las mediciones se realizaron con un calibre digital de Baker SD 10 (error= 0,01 mm) y se diferenciaron individuos vivos (o que, al menos, conservaban sus partes blandas) de muertos (Gordillo et al. 2013). Se destacaron además la longitud máxima de la valva de las almejas más grande y más chica encontradas en cada muestreo, y se identificaron como LV_{sup} y LV_{inf}, respectivamente.



Figura 1.2. Separación de individuos de tallas pequeñas de muestras de sedimento, usando pinzas y pincel.

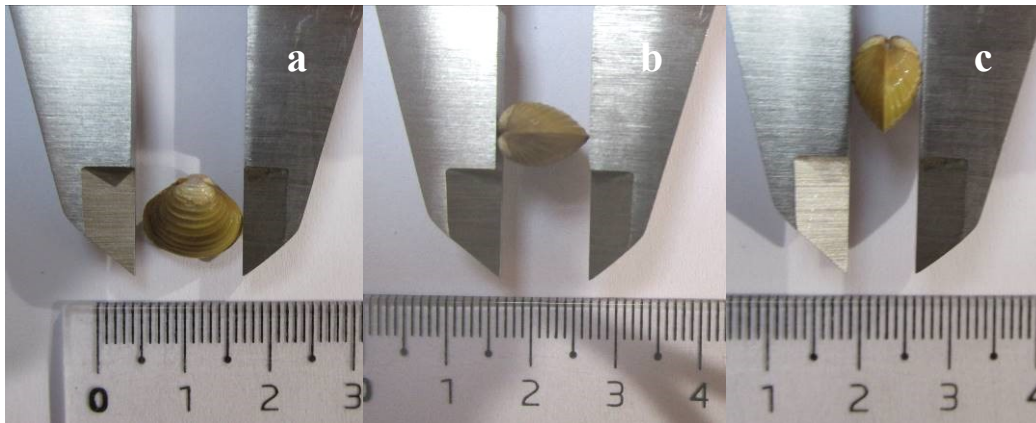


Figura 1.3. Posición de almejas durante la medición de la longitud máxima (a), alto (b) y ancho (c) de la valva de los individuos de *Corbicula fluminea*. Escala en cm.

La densidad poblacional media (ind m^{-2}) de cada sitio fue calculada como el promedio de individuos contabilizados en las tres réplicas en función del área del muestreador de PVC ($0,36 \text{ m}^2$), luego extrapolada a 1 m^2 . Esta se expresó como densidad total (DT), para diferenciarla de la densidad de adultos (DA) y juveniles (DJ), con $DT = DA + DJ$. Estos dos grupos de edad por tamaño se consideraron de acuerdo al criterio de McMahon (1983)

y Den Hartog et al. (1992) en los que adultos tienen $LV \geq 6$ mm y juveniles tienen $LV < 6$ mm.

Se realizó un muestreo de plancton para evaluar la presencia o ausencia de estadíos larvales en la columna de agua. Para esto se utilizó una red de 20 μm , que en sitios de río se dejó extendida 2 minutos a contracorriente, y en embalses se arrastró horizontalmente por la columna de agua durante 5 minutos, en trayectorias paralelas a la orilla. Las muestras se fijaron con formaldehído (4 %) y se observaron con microscopio óptico Motic.

Caracterización del ambiente

Se relevaron datos del sustrato e hidrológicos a efectos de detectar posibles variables moderadoras de las poblaciones de almejas. Para la caracterización del sustrato se empleó el método de la varilla de sondeo debido a la simplicidad del método. Se utilizó una varilla de hierro de 8 mm de diámetro para determinar el tipo de sustrato en 100 puntos, siguiendo un patrón de zigzag (Wolman 1954; Bevenger y King 1995; Kaufmann y Whittier 1997).

En este método se golpea repetidamente el sustrato con la varilla de hierro en cada punto de muestreo para obtener señales táctiles y auditivas relacionadas con la composición del sustrato. Las señales al tacto o auditivas son: cobertura muy pesada, fuerte, moderada, escasa y ausente, en correspondencia con las categorías de la escala de Wentworth (1922) de los tamaños de partícula del más grande a los más pequeños. Estos incluyeron roca madre (superficie grande e ininterrumpida), bloque (257-500 mm), guijón (65-256 mm), grava (2-64 mm) y arcilla + limo + arena (ALA) (<2 mm). Los resultados de la composición del sustrato se expresaron como porcentajes de tamaño de partícula (%) respecto a los 100 puntos registrados. Este método es razonablemente exacto y preciso, con > 80% de las muestras asignadas a la clase de sedimento correcta (Collins y Flotemersch 2014). Los resultados de la composición del sustrato se expresaron como porcentajes de tamaño de partícula (%) respecto a los 100 puntos registrados.

Para analizar el comportamiento hidrológico del sitio de río AR se evaluaron las variaciones del caudal saliente del embalse compensador Arroyito, aguas arriba de este sitio, en los días/meses previos a las fechas de muestreo. En los sitios de embalse, también se consultaron las variaciones del nivel de agua del embalse en los días/meses previos a la toma de muestras del sitio de embalse Ezequiel Ramos Mexía (RM). Todos los datos

fueron obtenidos de la página web de la Autoridad Inter-jurisdiccional de las cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro, www.aic.gov.ar.

Mecanismos de dispersión

Larvas en branquias

Se seleccionaron 9 individuos de *C. fluminea* de grandes tallas (LV: 12 a 31 mm) pertenecientes a los meses octubre 2018, marzo y julio de 2019, (LV: en octubre: 22,28; 23,15; 30,13 y 30,34 mm; en marzo: 29,59 y 31,35 mm; y en julio 12,87; 15,52; 31,06 mm. a efectos de detectar mayor variabilidad. La colecta se realizó en un sitio de la localidad Paso Córdoba, en el río Negro, en la proximidad a los sitios de colecta de Archuby et al. (2013), donde describen una población establecida.

Las almejas se abrieron mediante un forzamiento suave entre las valvas con una cuchilla de punta roma. Sus tejidos blandos se fijaron durante 24 horas con la solución de Zenker (Mulisch y Welsch 2010). Las muestras fijadas se lavaron en agua corriente durante otras 24 horas. A los individuos de gran tamaño se les cortaron los extremos anteriores y posteriores con tijeras quirúrgicas. Se deshidrataron a través de una serie de concentraciones crecientes de soluciones de etanol y xileno. Después de la deshidratación, los tejidos se embebieron cuidadosamente en cera de parafina (Paraplast®) (Figura 1.4). Posteriormente, se cortaron en secciones anteroposteriores de 6-10 µm de espesor para obtener cortes longitudinales de las hemibranquias, con micrótopo Zeiss HYRAX S30. Los cortes se tiñeron con hematoxilina y eosina de Mayer y luego se observaron bajo el microscopio, para determinar la presencia/ausencia de larvas incubadas en hemibranquias de las almejas, según Cao et al. (2017).

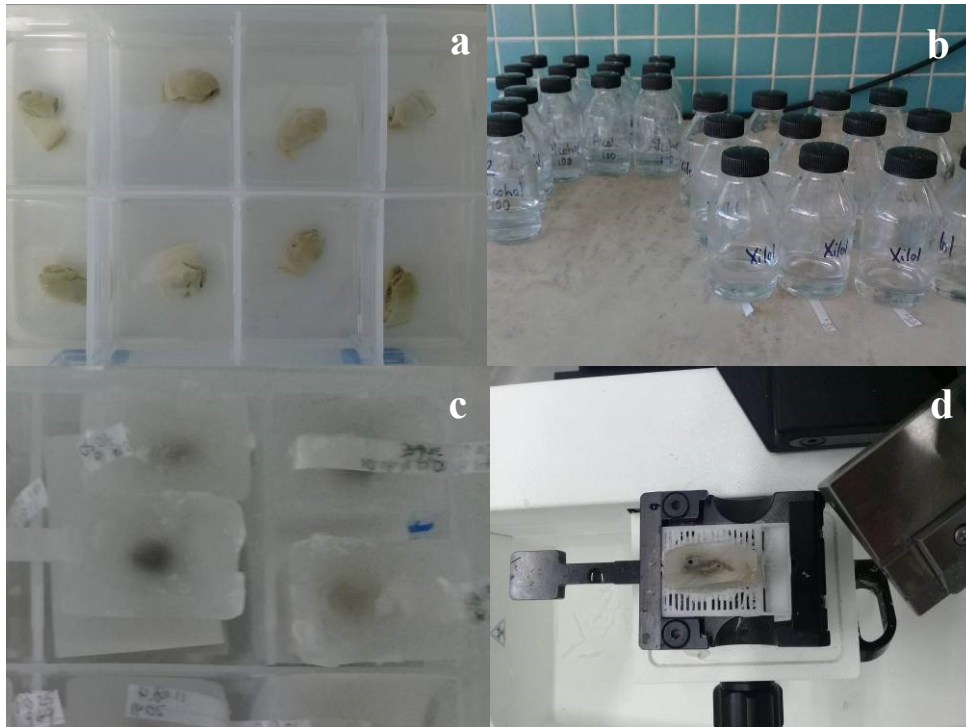


Figura 1.4 Algunos ejemplos de procedimientos para análisis histológico de tejidos: a) en alcohol b) en xileno, c) incluidos en parafina y d) preparados para cortes con micrótopo.

Perfil de pesquería

Se aplicó una encuesta, difundida por las redes sociales, con la intención de construir un perfil de la pesca y su nivel de riesgo en el transporte de larvas vivas y almejas adultas, identificando variables temporales y espaciales (Belz et al. 2012). También fueron diseñados para caracterizar el tránsito de embarcaciones de pesca de otras regiones.

Las preguntas aplicadas fueron:

- 1- ¿Pesca habitualmente en secciones del río o embalse de los ríos Limay, Negro o Neuquén? ¿Ambos (río y embalse)?
- 2- ¿Cuántas horas habitualmente se mantiene pescando durante un día?
- 3- ¿Usa carnada viva? Si usa carnada viva, ¿cuál es la habitual?
- 4- ¿Pesca con bote, desde la orilla, o ambos?
- 5- ¿Pesca en otras regiones? ¿Si es así, dónde?
- 6- ¿Suele lavar su bote o wader después de pescar?
- 7- ¿Conoce los problemas de invasiones biológicas en aguas dulces?

Por otro lado, durante las actividades de muestreo en el sitio AR, fue frecuente el hallazgo de acumulaciones de valvas de *C. fluminea* de gran tamaño, desarticuladas, en la costa de los cuerpos de agua, en varios casos en alturas no alcanzables por nivel del agua y frecuentemente asociados con fogones y restos de la actividad de pescadores. A los efectos de proveer evidencia adicional acerca de la naturaleza del origen de dichas valvas, se comparó el tamaño de estos restos con las poblaciones del sitio.

Las comparaciones se realizaron entre un grupo de valvas recolectadas el 7 de junio de 2017 (Figura 1.5) (AR-O_X), en la ribera del río Limay, en una zona con pendiente abrupta con especímenes vivos de las tres réplicas del sitio AR (AR-O_1 a 3). A los efectos de esta comparación, se consideraron también los especímenes muertos de las réplicas de este sitio de muestreo (AR-O_m). Las valvas de la ribera estaban abiertas, sin los restos de tejidos blandos, en coincidencia con lo esperado si hubieran sido dejadas por pescadores. A los efectos de evaluar la hipótesis de que los restos hallados en el sector superior de la costa del río Limay no pertenecen a las poblaciones del sitio AR, se realizó una comparación morfométrica de las valvas (LV, AIV y AnV) con los especímenes de las 3 réplicas del sitio para esa misma fecha de muestreo (tanto vivos como muertos).

Aunque la distribución de tallas puede variar en el tiempo debido a la estacionalidad del crecimiento de la especie (Cataldo y Boltovskoy 1998), podría esperarse que las dimensiones de las valvas de la parte superior de la ribera (AR-O_X), se asemejen a las de los individuos vivos (AR-O_1 a 3), o al menos a los especímenes muertos (AR-O_m) del propio sitio. En caso contrario podría inferirse un traslado de estos individuos de otras poblaciones, mediante vectores, potencialmente pescadores para su uso como carnada.

Por otro lado, se consideró importante agregar al análisis de las medidas del largo máximo (LV) obtenidas por Archuby et al. (2013) y pertenecientes a las muestras de valvas de dos localidades en el río Negro, cercanas a General Roca, adonde las poblaciones están establecidas hace al menos más de siete años (Club Náutico (CNR 39° 06' 47'' S, 67° 36' 22'' O) y lagunitas (LAG 39° 06' 45'' S, 67° 37' 12'' O). Se espera que las valvas de los campamentos de pescadores alcancen tamaños similares a los del río Negro, de donde podrían provenir.



Figura 1.5 Valvas de almejas desarticuladas y articuladas encontradas en la margen del río Limay en el sitio AR. Escala en cm.

Análisis estadísticos de los datos

Con los datos recopilados en las secciones anteriores se hicieron los siguientes análisis:

Comparaciones de densidad

Se aplicaron análisis de la varianza (ANOVA) y una prueba post-hoc de Tukey HSD para comparar las medias de los valores de densidad de *C. fluminea* entre los diferentes sitios y entre estaciones de cada sitio. En ambos casos se usaron los datos del total, de adultos y de juveniles. Los datos se transformaron aplicando raíz cuadrada para aproximarlos a condiciones de normalidad y homocedasticidad.

Determinación de estructura de tallas y descomposición polimodal

Para la estimación de las estructuras de tallas se usó el largo máximo de la valva (LV), como variable de entrada requerida por los métodos Bhattacharya (1967) y NORMSEP (Pauly y Caddy 1985). Los análisis exploratorios indicaron que un intervalo de clases de 2 mm de LV permite una mejor diferenciación de las cohortes, considerando las longitudes máximas de cada ejemplar de los diferentes sitios, lo que también se ha observado en otras poblaciones de la región (Hünicken 2018). Este intervalo además fue más apropiado en los posteriores análisis de crecimiento, que, por ejemplo, los intervalos de clases de 1 mm de LV.

Para cada intervalo de clase se determinó la frecuencia absoluta como n_i , para un N igual al total de individuos de la muestra, y se realizaron los histogramas de frecuencia de tallas. Se determinaron los componentes modales de las distribuciones de frecuencia de tallas

mediante el método de Bhattacharya (1967). Los componentes modales se validaron además mediante el algoritmo simple NORMSEP (Separation of Normally distributed components), que aplica el concepto de máxima probabilidad de separación de estos componentes distribuidos normalmente (Pauly y Caddy 1985).

El grado de separación entre las modas de las distribuciones de frecuencias de talla fue testado mediante el “índice de separación” (IS), definido como la diferencia entre las medias de dos distribuciones sucesivas, dividida por la diferencia entre sus desviaciones estándar respectivas ($IS = \Delta Media / \Delta DE$). Valores de IS inferiores a 2 indican que las modas identificadas son virtualmente iguales (Sparre y Venema 1998).

Crecimiento en biomasa

Para describir y comparar el crecimiento de las diferentes cohortes se usaron solamente los datos del sitio de río AR, debido a la gran variabilidad poblacional observada en los datos de sitio RM, y que solo se realizó un muestreo en el sitio PN. Se ajustó el modelo de crecimiento estacionalizado de von Bertalanffy (MCEVB) (von Bertalanffy 1938, 1957). La ecuación se expresa como (Pauly y Gaschütz 1979; Hoenig y Choudary-Hanumara 1982; Somers 1988):

$$L_t = L_\infty (1 - \exp -K [(t - t_0) + T_1 - T_2])$$

$$T_1 = C \sin (2\pi (t - t_s)) / 2\pi$$

$$T_2 = C \sin (2\pi (t_0 - t_s)) / 2\pi$$

donde L_t es el largo estimado de un organismo a la edad t ; L_∞ es el largo asintótico; K es la constante de crecimiento anual que determina la rapidez con que un organismo alcanza el L_∞ (año^{-1} en la mayoría de las curvas de crecimiento estacionalizado); t_0 es la edad teórica a la cual el organismo tendría largo cero; C es el factor que denota la amplitud de la oscilación estacional del crecimiento que varía entre 0 y 1 (cero indica que no existen diferencias de crecimiento entre invierno y verano, mientras que 1 indica amplias diferencias); y t_s indica el punto al cual comienza la oscilación. El punto de invierno, PI , indica el momento del año (expresado como una fracción decimal) cuando el crecimiento alcanza su valor mínimo ($PI = t_s + 0,5$).

Los parámetros de la función fueron estimados por el método de modelado disponible en el software de estadística JMP (v 9.0 SAS Institute) que aplica múltiples iteraciones no

lineales del algoritmo de Gauss-Newton. Debido a que resultados preliminares del MCEVB arrojaron valores no satisfactorios del L_{∞} , se usó la talla máxima observada en el sitio AR para calcular el largo asintótico según la ecuación sugerida por Taylor (1958): $L_{\text{máx}} / 0,95 = L_{\infty}$. Como t_0 es la edad teórica a la que la almeja tiene longitud cero, podemos definir $t_{\text{máx}}$ como la edad teórica a la cual el organismo alcanzaría la talla máxima ($L_{\text{máx}}$). Debido a que $L_{\text{máx}}$ está directamente relacionada con el punto máximo en el tiempo (años), podemos asumir que $L_{\text{máx}}$ implica $t_{\text{máx}}$ ($L_{\text{máx}} \rightarrow t_{\text{máx}}$). Por lo que se puede expresar aproximadamente la longevidad teórica de una cohorte de corbículas (en años) como: longevidad = $t_{\text{máx}} - t_0$.

Se determinó el índice de crecimiento (IC, Growth performance index) fi prima (ϕ'), que es una variable útil para determinar el potencial de crecimiento (Alvarez-Lajonchère y Ibarra-Castro 2012). ϕ' puede verse como el valor (teórico) de K que ocurriría en organismos con un valor L_{∞} de 1 unidad de longitud (Munro y Pauly 1983), y fue definido por Pauly y Munro (1984). La ecuación se define como: $\phi' = 2 \log_{10} L_{\infty} + \log_{10} K$ (Pauly y Munro 1984). El índice de crecimiento se determinó mediante la aplicación Growth Performance Indices. Estos análisis se realizaron con el programa FiSAT II Versión 1.1.2, de FAO-ICLARM Fish Assessment Tools (Gayanilo et al. 2002).

Alometría

Para detectar crecimiento alométrico se emplearon las variables morfométricas de la valva LV, AIV y AnV de 1936 almejas de las estaciones y sitios de muestreo AR y RM. Se evaluó la pendiente (coeficiente alométrico) para cada combinación de esas variables bajo la hipótesis de que un crecimiento isométrico tiene como resultado una pendiente no significativamente diferente de 1. Además, se compararon las pendientes entre localidades y se calculó la pendiente común. Para ello se utilizó el método de eje mayor estandarizado (major axis: MA), recomendado cuando el propósito del estudio es describir cómo se relacionan las variables de tamaño, generalmente como una relación lineal en escalas logarítmicas, y el propósito del ajuste lineal no es predecir y a partir de x , sino simplemente resumir la relación entre dos variables (Warton et al. 2006).

Las variables se transformaron logarítmicamente antes del ajuste xy (largo-ancho; largo-alto; ancho-alto) porque esto permite expresar la relación entre las variables como una relación lineal, y además coloca las variables de tamaño en una escala multiplicativa o logarítmica, apropiada para interpretar la mayoría de las variables de tamaño, ya que el crecimiento es un proceso multiplicativo (Warton et al. 2006). Los análisis se realizaron

utilizando el paquete “smatr” [(Standardised) Major Axis Estimation and Testing Routines] del Programa libre R, versión 4.0.2 (R Core Team 2020). Se usaron intervalos de confianza del 95%, y se revisaron los outliers con el comando `robust=T`.

Mecanismos de dispersión

Respecto al análisis de valvas potencialmente dejadas por pescadores (muestra AR-X), los datos fueron analizados estadísticamente para todas las muestras disponibles en el caso de las variables LV, AIV y AnV. Se realizaron diagramas de cajas para cada variable a los efectos de mostrar las diferencias en la distribución entre las muestras. A su vez, se compararon las mismas por medio de pruebas de análisis de la varianza por rangos (Kruskal-Wallis) con un error de tipo I de 0,05. Se utilizó este método no paramétrico debido a que se evidencia, en la dispersión de los puntos en el gráfico de cajas, que en casi todos casos la distribución es bimodal, y corroboró con la prueba a posteriori no paramétrica de Dunn (Zar 2010). Los análisis se realizaron con paquetes “base” y “FSA” del Programa libre R versión 4.0.2 (R Core Team 2020).

Resultados

Características morfológicas, densidad y relación con el ambiente

Se colectaron en el campo un total de 2.823 individuos de *C. fluminea* de diferentes tallas (Figura 1.6, Tabla 1.1). Del total, 2.771, presentaban excelente estado de conservación de sus valvas (vivos y/o articulados) por lo que sus tres mediciones principales (LV, AIV y AnV) fueron usadas para las determinaciones morfológicas de la población. No se observaron estadios larvales de *Corbicula fluminea* en las muestras de plancton colectadas.



Figura 1.6. Algunas tallas de individuos de *Corbicula fluminea* del río Limay. Escala en cm.

Tabla 1.1 Datos de colecta de los sitios invadidos muestreados en tramo de río Arroyito (AR), embalse Ezequiel Ramos Mexía (RM) y humedal Pantanito (PN), del río Limay. n: tamaño de muestra (suma de las 3 réplicas), V: verano, O: otoño, I: invierno; P: primavera, AR-X: muestra potencialmente dejada por pescadores. Las muestras AR-O extra (sitio adicional cercano a AR) y PN-O corresponden a colectas realizadas durante el primer muestreo exploratorio del río Limay.

Sitio	Fecha	n	n	n
AR		vivos	extra	muertos
AR-V	19/02/2019	508		26
AR-O	07/06/2017	331	54	8
AR-I	18/09/2017	342		1
AR-P	05/12/2017	431		0
RM		vivos		muertos
RM-V	19/02/2019	70		6
RM -O	16/07/2018	115		11
RM -I	20/09/2017	85		0
RM -P	10/12/2017	0		0
PN-O	30/6/2017	668		135
AR_X	07/06/2017			32

En el ambiente lótico (sitio de río AR), se registraron mayores valores medios de los valores de densidad de *C. fluminea*, respecto al ambiente léntico (sitio embalse RM), de

acuerdo al Análisis de la Varianza y la prueba de Tukey (Tablas 1.2, 1.3 y Figura 1.7). Estas diferencias fueron significativas tanto para la densidad total ($F= 42,24, p <0,0001$), como de juveniles ($F= 41,06, p <0,0001$) y adultos ($F= 23,63, p =0,0001$). La longitud máxima (LV) superior de la valva también registró mayores valores en el sitio de río AR, salvo el muestreo de invierno en RM, donde también se registraron individuos de tallas relativamente grandes. Sin embargo, fue en el sitio de humedal aledaño (PN) al cuerpo central del río, donde se se registraron los mayores valores de LV (Tabla 1.2). Respecto a las variaciones estacionales, en el sitio de río AR solo se registraron diferencias significativas entre otoño y verano, respecto a densidad de adultos ($F= 5,24, p <0,0272$) con los mayores valores en el muestreo de verano. En el sitio de embalse RM se registraron diferencias entre otoño (con los mayores valores) y el resto de los muestreos estacionales en cuanto a la densidad de juveniles ($F= 7,35, p =0,0110$).

Tabla 1.2 Características poblacionales de *C. fluminea* en los sitios y fechas de muestreo, río Limay. DT: densidad total; DA: densidad adulta; DJ: densidad juvenil; entre paréntesis el DE: Desvío estándar; unidades de densidad: ind m⁻²; LVsup y LVinf: longitudes de los individuos más grandes y chicos, respectivamente; *Individuos recientemente muertos. Las densidades y los desvíos estándar se calcularon a partir de las tres réplicas por muestra. Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I.

Sitio	DT (DE)	DA (DE)	DJ (DE)	LVsup	LVinf.
AR-O	306 (123,1)	144 (54,2)	162 (114,7)	20,68	1,62
AR-I	316 (27,3)	191 (25,2)	125 (43,1)	23,7	2,1
AR-P	399 (158,0)	192 (51,4)	207 (106,6)	20,07	1,65
AR-V	470 (151,3)	391 (143,9)	80 (23,9)	26,56	3,21
RM -I	78* (58,5*)	58* (39,2*)	19* (19,4*)	26,01*	2,8*
RM -P	-	-	-	-	-
RM -O	106 (27,8)	66 (18,5)	41 (15,3)	11,42	2
RM-V	65 (59,4)	63 (58,9)	2 (3,2)	11,89	3,75
PN-O	619 (581,1)	147 (90,1)	471 (535,2)	34,5	1,79

Los valores de la longitud máxima de la valva encontrados en los sitios de muestreo, fueron similares a otros registrados en otros ambientes invadidos de la Patagonia. Algo similar ocurre con algunos valores de densidad (ind m⁻²) encontrados, que son bajos y variables estacionalmente, en general. En la Tabla 1.4 se presentan estadísticas comparativas de tamaño y densidad en estudios de *C. fluminea* en otros sitios de Patagonia y en este estudio.

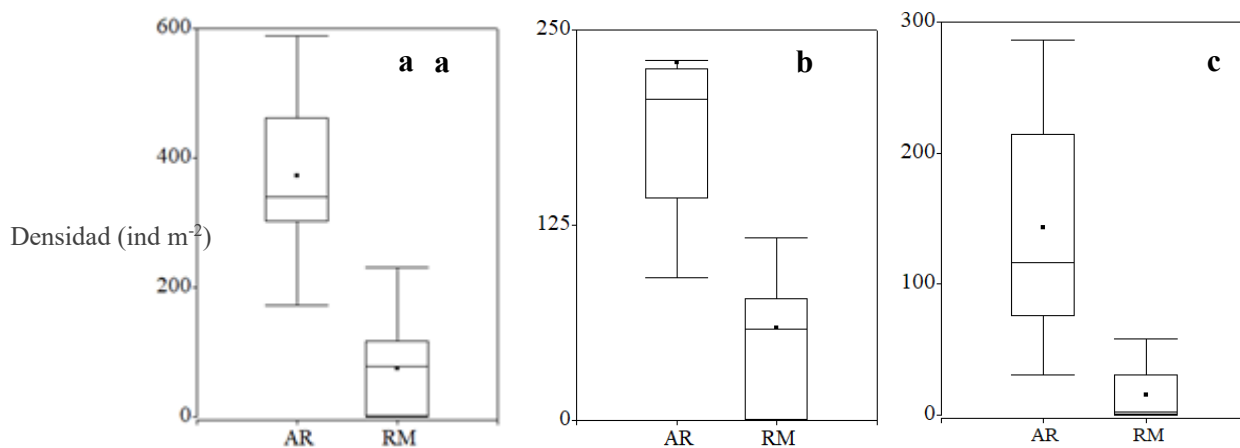


Figura 1.7 Diagrama de cajas para los valores de densidad total (a) de adultos (b) y juveniles (c), de las poblaciones de *Corbicula fluminea* de los sitios de río AR y embalse RM. El rectángulo (caja) representa los valores intercuartílicos (q1-q3), la recta trasversal y el punto del rectángulo representan a la mediana y a la media, respectivamente y los bigotes (las rectas verticales y sus extremos) representan el otro 50% de los datos.

La evaluación de las características del sustrato, como posible factor que afecta a esta especie, dio como resultado que AR, sitio de río, estuvo dominado por partículas de tamaño intermedio a grande (65-500 μm), particularmente guijón en el sitio AR (52,5 %). En el sitio de embalse RM, los porcentajes de arena, limo y arcilla (ALA) registraron más del 50 % de la composición total del tamaño de partícula del sedimento. En el caso del sitio de humedal PN, las partículas ALA registraron el 100 % del sedimento (más detalles en Tabla 2.1 Capítulo 2).

Tabla 1.3 Valores poblacionales de *Corbicula fluminea* en sistemas acuáticos de Patagonia (LV: longitud anteroposterior de la valva). LVsup: longitud máxima de la valva de la almeja más grande de cada sitio.

Río	Localidad	LVsup (mm)	Densidad media (ind m ⁻²)	Referencia
Negro	Chimpay	21,55	----	Cazzaniga y Pérez 1999
Neuquén	Cipolleti (piscinas)	27,8	----	Semenas y Flores 2005
	(filtros)	34,4	----	Semenas y Flores 2005
Negro	Viedma (río)	28,42	525	Molina et al. 2015
Negro	Viedma (estuario)	34,45	109	Hünicken 2018
Negro	Paso Córdoba	37,30	140	Archuby et al. 2013
Limay	Arroyito (AR)	26,56	589	Este estudio
Limay	Embalse RM	26,01	133	Este estudio
Limay	Pantanito (PN)	31,58	619	Este estudio

El embalse compensador Arroyito, tuvo entre el 01/05/17 y el día de muestreo de otoño (AR-O) 07/06/2017 un caudal oscilante entre los 265 a 300 m³/s. Todo agosto y hasta el 18/09/2017 (AR-I) el caudal diario se mantuvo constante en 265 m³/s. El 01/11/2017 el caudal fue de 348 m³/s y el resto de los días del mes hasta el 05/12/2017 (AR-P) el caudal fue constante, con 400 m³/s. La mayor variabilidad de caudal de las fechas de muestreo se observó en el verano AR-V el 19/02/2019: todo enero el caudal fue constante a 480 m³/s, sin embargo, en febrero en los días previos al muestreo osciló entre 358-480 m³/s, y el 19/02/2019 el caudal erogado fue de 575 m³/s (Ver <http://www.aic.gov.ar/sitio/publicaciones> en Informes periódicos/Hidrometeorología/ 2017 y 2019/ Informes Operación de Embalses).

Con relación a la hidrología del sitio de embalse, se observó una disminución de casi 3 m en de la altura del nivel del agua en el muestreo de invierno 20/09/2017 (<http://www.aic.gov.ar/sitio/publicaciones-ver?a=155&z=249673887>), respecto a finales de mayo/principios de junio de ese año (<http://www.aic.gov.ar/sitio/publicaciones-ver?a=133&z=1446970661>). Entre el muestreo de otoño y el siguiente muestreo de invierno del 10/12/2017 (<http://www.aic.gov.ar/sitio/publicaciones-ver?a=170&z=2116041928>), ocurrió también un aumento de casi otros 3 m del nivel del agua. Entre este último y el siguiente muestreo realizado, en otoño (16/07/2018)

(<http://www.aic.gov.ar/sitio/publicaciones-ver?a=276&z=131616191>) el nivel tuvo oscilaciones de hasta casi un metro. Esto mismo se observó en el intervalo de tiempo entre este último muestreo y el siguiente de verano de 19/02/2019 (<http://www.aic.gov.ar/sitio/publicaciones-ver?a=353&z=2003092683>).

Estructura poblacional y estadística de variables morfológicas

Los histogramas de frecuencias de longitud máxima de las valvas (LV) en el sitio de río AR, mostraron en todos los casos cohortes (componentes modales) juveniles con LV medios entre 3,86 y 6,44 mm (Figura 1.8; Tabla 1.4). Estas cohortes juveniles además cuentan con muchos individuos. Las cohortes de tallas más grandes están constituidas en todos los casos por un menor número de individuos, en comparación con las anteriores. La muestra de AR de verano (AR-V), presentó el mayor valor medio de última cohorte (24,85 mm) y además presentó el mayor número de cohortes.

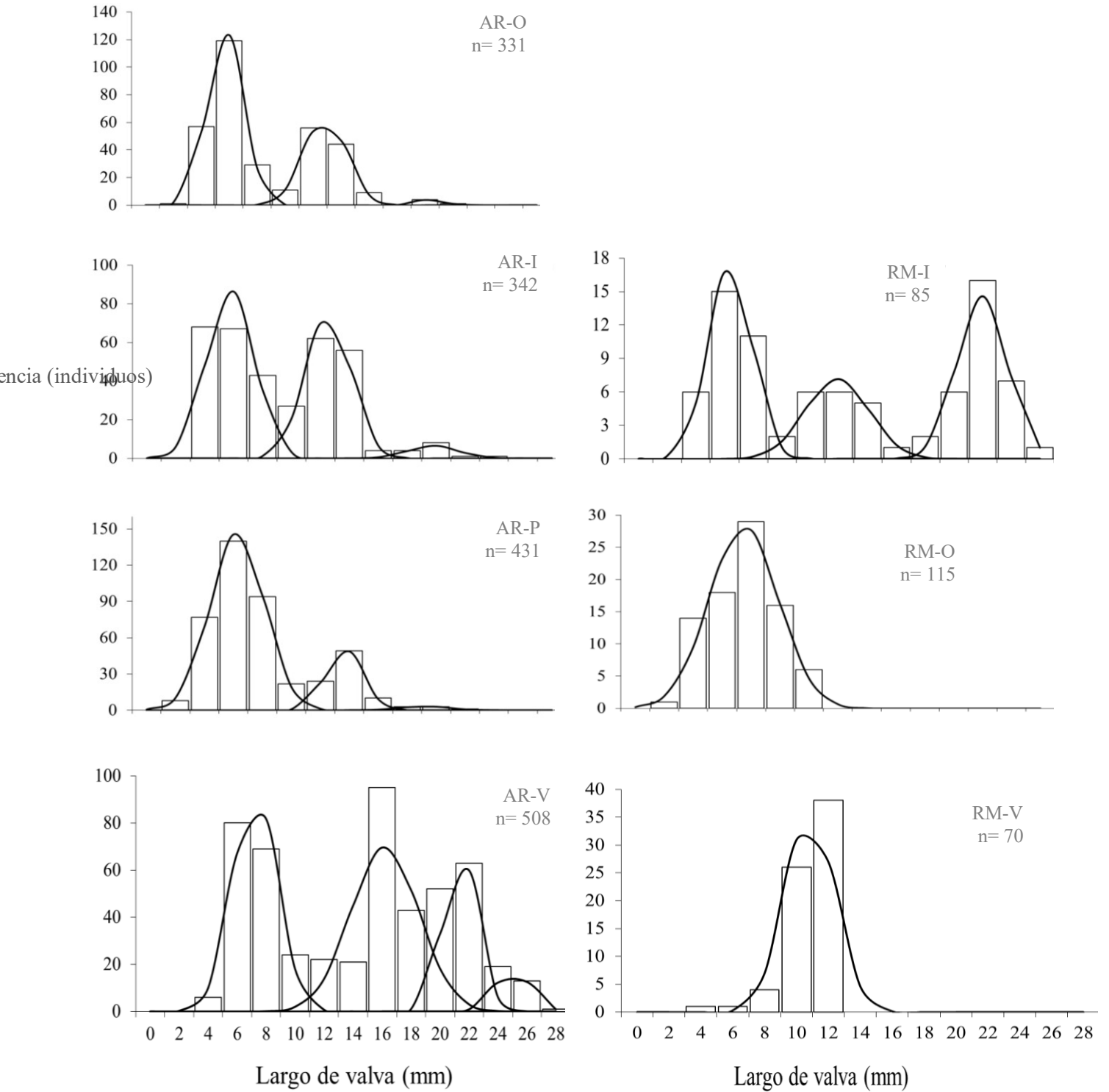


Figura 1.8 Descomposición polimodal ajustada en el sitio de río AR (columna izquierda) y el sitio de embalse RM, (columna derecha) mediante algoritmo simple (NORMSEP). Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I.

Tabla 1.4 Componentes modales de la población de *Corbicula fluminea* del sitio de río AR (Arroyito), determinadas a partir del largo máximo de las valvas (Media); DE: desviación estándar; N: tamaño de muestra; IS: índice de separación de componentes modales; C: componente modal. O: otoño, I: invierno, P: primavera y V: verano. Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I.

	AR-O				AR-I			
	Media (\pm DE)	N	IS	Edad (año)	Media (\pm DE)	N	IS	Edad (año)
C1	5,71 (\pm 1,30)	206	n.a.	0,20	5,79 (\pm 1,65)	180	n.a.	0,49
C2	12,84 (\pm 1,54)	120	5,02	1,08	12,52 (\pm 1,58)	146	4,17	1,37
C3	20,4 (\pm 1,00)	5	5,95	2,1	19,79 (\pm 1,69)	14	4	2,4

	AR-P				AR-V			
	Media (\pm DE)	N	IS	Edad (año)	Media (\pm DE)	N	IS	Edad (año)
C1	6,27 (\pm 1,85)	341	n.a.	0,69	7,23 (\pm 1,53)	178	n.a.	
C2	13,63 (\pm 1,29)	82	4,69	1,58	16,19 (\pm 2,33)	204	4,64	1,90
C3	19,19 (\pm 1,65)	7	3,78	2,6	21,42 (\pm 1,18)	100	2,98	2,8
C4					25,02 (\pm 1,25)	27	2,96	3,8

Los histogramas de frecuencias de longitud máxima de las valvas (LV) en el sitio de embalse RM, mostraron que las poblaciones de este sitio son muy diferentes en cuanto a la composición de cohortes, respecto al sitio de río AR. Las primeras cohortes, que involucraron a individuos juveniles, tuvieron valores de LV medios entre 5,86 y 10,36 mm (Figura 1.8, Tabla 1.5). Esta población además estuvo compuesta por una sola moda en las muestras RM-O y RM-V. Solo en el primer muestreo (RM-I) los histogramas estuvieron compuestos por frecuencias de LV > 12,5 mm. En el caso del último muestreo RM-V se observó una predominancia de tallas entre 9-12 mm (Figura 1.9).

Tabla 1.5 Componentes modales de la población de *Corbicula fluminea* del sitio de embalse RM (Ramos Mexía), determinadas a partir del largo máximo de las valvas (Media); DE: desviación estándar; N: tamaño de muestra; IS: índice de separación de componentes modales; C: componente modal; I: invierno; O: otoño; V: verano. Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I.

	RM-I 20/9/2017			RM-O 16/7/2018			RM-V 19/2/2019		
	Media (\pm DE)	N	IS	Media (\pm DE)	N	IS	Media (\pm DE)	N	IS
C3	6,39 (\pm 1,52)	33	n.a.	7,5 (\pm 2,37)	84	n.a.	10,83 (\pm 1,57)	70	n.a.
C2	13,85 (\pm 2,22)	20	3,99						
C1	23,96 (\pm 1,75)	32	5,09						



Figura 1.9 Todos los individuos de *Corbicula fluminea* encontrados en una réplica (0,36 m²) del embalse Ramos Mexía (RM-V), luego de un período de variación de volumen de agua. En la esquina superior derecha se observa el único individuo (juvenil) detectado en esta réplica del molusco nativo *Diplodon chilensis*, con fines comparativos. Escala en cm. Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I.

Respecto al sitio de humedal Pantanito (PN-O) los histogramas de frecuencias de longitud máxima de las valvas (LV) mostraron que en la fecha de colecta la población del sitio estaba formada por cuatro cohortes. La primera cohorte se caracterizó por una LV media de 4,03 mm, con muy baja desviación estándar (Figura 1.10 y Tabla 1.6), con alrededor de 509 individuos. La próxima cohorte, aunque comparada con la previa, tuvo bajas frecuencias, estuvo compuesta por alrededor de 139 individuos, cifra mayor a la observada en la totalidad de algunas muestras de los otros sitios (AR y RM). Además, las últimas cohortes, estuvieron formadas por muy pocos individuos, de tallas mayores a las registradas en los sitios AR y RM.

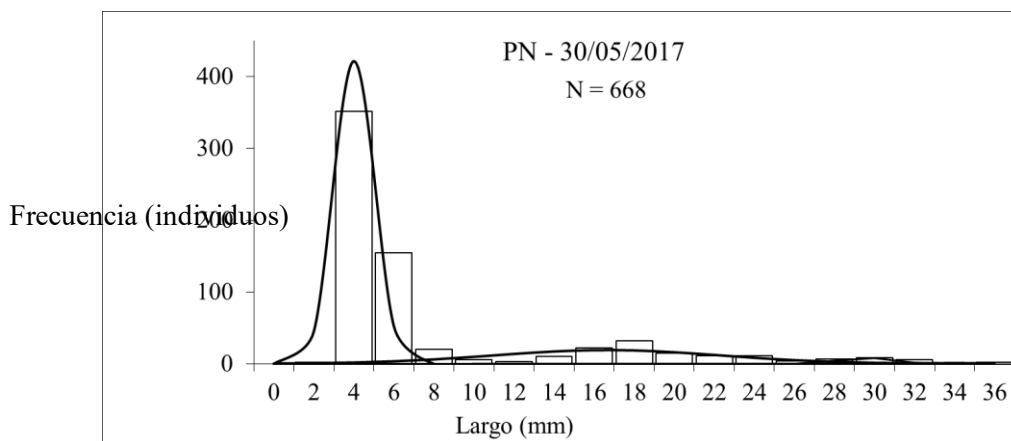


Figura 1.10 Descomposición multimodal de tallas de *Corbicula fluminea* en Pantanito (otoño) PN-O (30/05/2017) por el método Bhattacharya (líneas finas) y ajustada mediante algoritmo simple NORMSEP (líneas gruesas).

Tabla 1.6 Descomposición multimodal de tallas de *Corbicula fluminea* en PN-O (30/05/2017) y ajustada mediante algoritmo simple (NORMSEP). C: componentes modales 1 a 4; DE: desviación estándar; N: tamaño de muestra; IS: índice de separación de componentes modales.

PN-O 30/5/2017			
	Media (\pm DE)	N	IS
C4	4,03 (\pm 0,963)	509,28	0,000
C3	16,65 (\pm 5,695)	139,23	3,790
C2	29,52 (\pm 1,438)	15,49	3,609
C1	33,42 (\pm 1,578)	4,00	2,586

Crecimiento

El ajuste del modelo estacionalizado de crecimiento von Bertalanffy (MCEVB) se aplicó a los componentes modales mejor representados, definidas por un mayor número de modas (Figura 1.11), este fue el caso del sitio AR. La longevidad media de *Corbicula fluminea* en este sitio se estimó de 4,43 (\pm 0,26) años y la longitud máxima a alcanzar en estas poblaciones de 30,62 mm (Tabla 1.7). Estos y otros resultados de la aplicación del modelo de crecimiento con los valores de los parámetros también se muestran en la Tabla 1.7. El índice de crecimiento de esta población se estimó en 2,64.

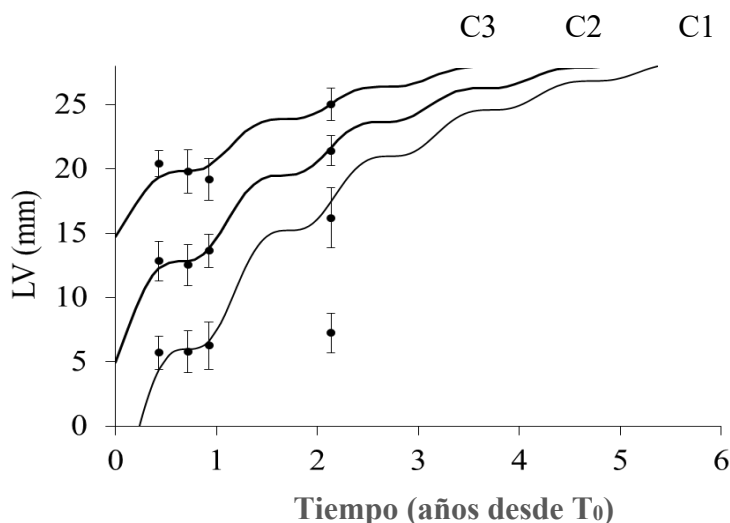


Figura 1.11 Ajuste del modelo de crecimiento estacionalizado de von Bertalanffy de las cohortes de *Corbicula fluminea* del sitio de río AR, del río Limay. El tiempo fue calculado como años desde t_0 (enero de 2017). LV: largo máximo de la valva; C1, C2, C3: cohortes 1 a 3.

Tabla 1.7 Características del modelo de crecimiento estacionalizado de von Bertalanffy para *Corbicula fluminea* en el sitio de río AR, del río Limay. C1, C2, C3: cohortes 1 a 3; L_∞ : largo asintótico (mm); K, constante de crecimiento (año^{-1}); t_0 : edad teórica a la cual el largo de la valva es cero (fracción del año); t_s indica el punto al cual comienza la oscilación; C: amplitud de la oscilación; PI: punto de invierno.

	L_∞	K	t_0	t_s	C	PI	Longevidad	Fecha t_0
C3	30,62	0,47	0,23	0,22	1	0,72	4,13730134	26/3/2017
C2	30,62	0,47	-0,65	0,15	1	0,65	4,61032136	7/5/2016
C1	30,62	0,47	-1,67	-0,82	1	0,68	4,54162443	2/5/2015

Alometría

Los resultados de los análisis de alometría de las mediciones realizadas a los individuos medidos de los sitios de río (AR) y embalse (RM) se muestran en la Tabla 1.8. En estos se observó que las pendientes calculadas con el método de “eje mayor” de las combinaciones $\log LV = f(\log AnV)$, $\log LV = f(\log AlV)$, $\log AnV = f(\log AlV)$ fueron diferentes entre los sitios AR y RM. Además, la pendiente en común es diferente de 1, lo que descarta la isometría teniendo en cuenta las comparaciones. Por otro lado, las pendientes de AR, en todas las comparaciones ($\log LV = f(\log AnV)$, $\log LV = f(\log$

AlV), $\log \text{AnV} = f(\log \text{AlV})$), son mayores que las determinadas para el sitio de embalse RM (Tabla 1.8, Figura 1.12). Todos los pares de variables estuvieron significativamente correlacionadas: $\log \text{LV}$ y $\log \text{AnV}$, (AR: $r^2=0,995$; $p < 2,22e-16$; RM: $r^2=0,998$; $p < 2,22e-16$; $p < 2,22e-16$) $\log \text{LV}$ y $\log \text{AlV}$ (AR: $0,990$; $p < 2,22e-16$; RM: $r^2=0,990$; $p < 2,22e-16$) y $\log \text{AlV}$ y $\log \text{AnV}$ (AR: $r^2= 0,988$; $p < 2,22e-16$; RM: $r^2= 0,991$; $p < 2,22e-16$).

Tabla 1.8 Resumen de los resultados de la aplicación del método de eje mayor de análisis alométricos a los valores morfométricos de almejas de los sitios de río (AR) y embalse (RM) (Lr: estadístico de proporción de verosimilitud).

		log LV- log AnV	log LV- log AlV	log AlV- log AnV
	H ₀ : Pendientes AR-RM iguales	Lr=270,9 $p < 2,22e-16$	Lr=20,39; $p=6,3302e-06$	Lr= 217,9; $p < 2,22e-16$
AR	Pendiente estimada (AR)	1,326	1,096	1,231
	Elevación estimada (AR)	-0,544	-0,158	-0,369
	H ₀ : pendiente de AR no \neq de 1	Lr= 0,9441 $p < 2,22e-16$	Lr= 0,8788 $p < 2,22e-16$	Lr= 0,8964 $p < 2,22e-16$
RM	Pendiente estimada (RM)	1,137	1,076	1,065
	Elevación estimada (RM)	-0,355	-0,145	-0,210
	H ₀ : pendiente de RM no \neq de 1	Lr= 0,7865 $p < 2,22e-16$	Lr= 0,8261 $p < 2,22e-16$	Lr= 0,5828 $p =7,7716e-16$

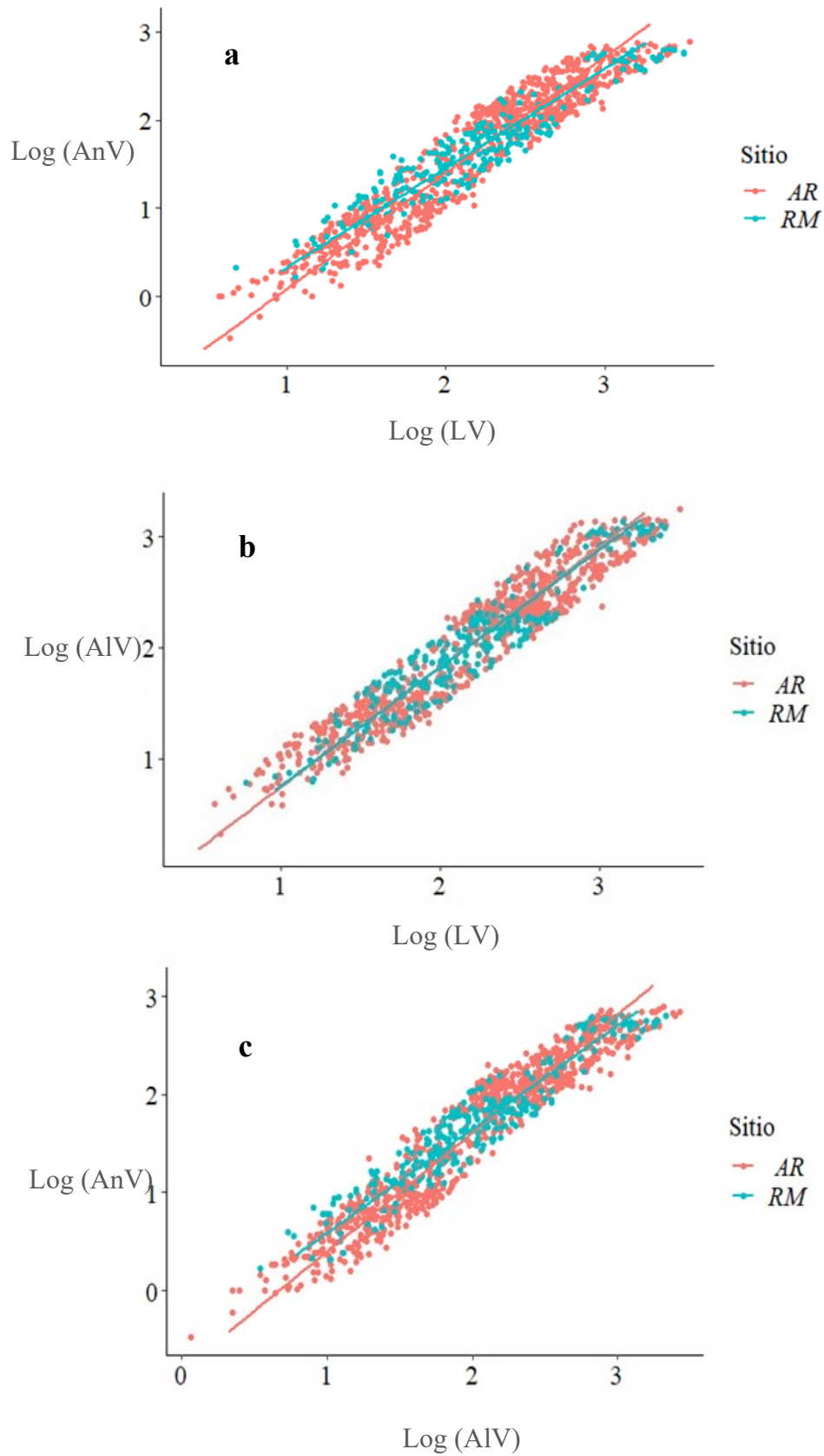


Figura 1.12 Relaciones entre variables morfológicas de la valva de *Corbicula fluminea* de poblaciones del sitio de río Arroyito (AR) y del embalse Ezequiel Ramos Mexía (RM). Se

muestran las rectas del modelo “eje mayor” (ver estadísticos en Tabla 1.8). Nótese la escala logarítmica de los ejes.

Mecanismos de dispersión

Durante la separación de los individuos de los sedimentos colectados del sitio de río AR con el tamiz de 1,0 mm se detectaron varios individuos de hasta 7,6 mm de LV, fuertemente unidos al sustrato rocoso mediante un filamento bisal de longitud variable (Figura 1.13).



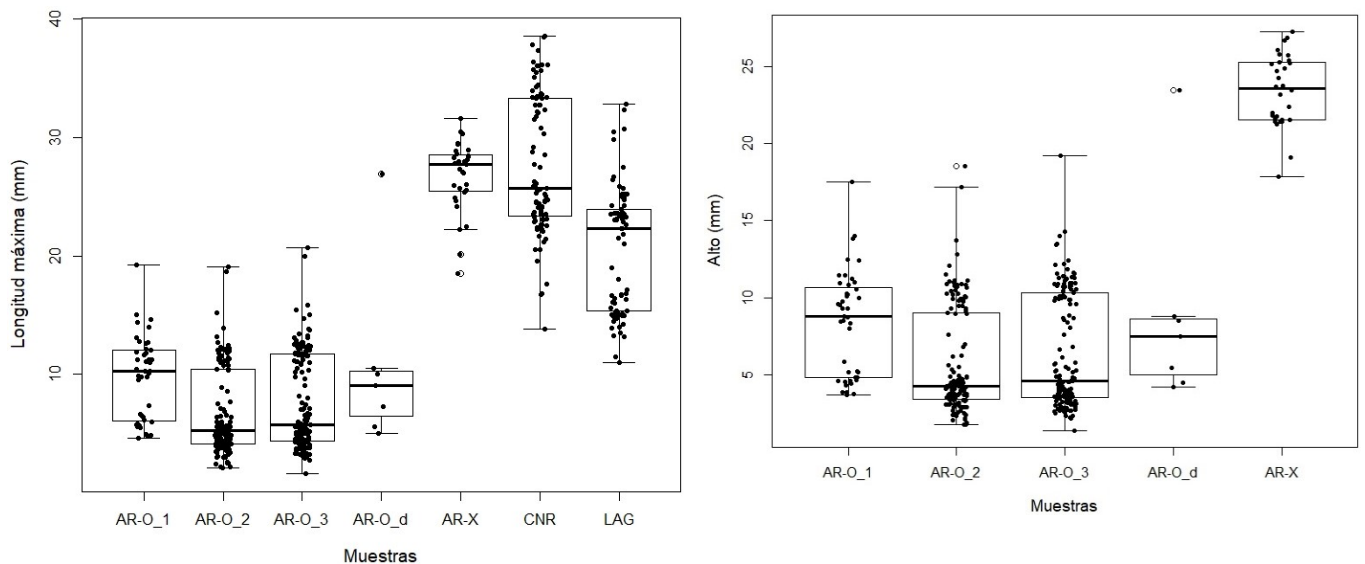
Figura 1.13 Filamento bisal proteico con el que almejas juveniles se adhieren al sustrato.

La presencia de larvas en las hemibranquias internas se detectó en 6 de los 9 individuos colectados en la localidad de Paso Córdoba (Figura IV). Estos seis individuos fueron colectados en octubre de 2018: (LV: 23,15 y 30,13; 30,34 mm), y marzo (LV: 29,59 y 31,35 mm) y julio de 2019, LV: 31,06 y 30,34 mm). Los individuos en los que no se encontraron larvas fueron colectados en julio y presentan tallas menores (LV: 12,87 y 15,52 mm).

Perfil de pesquería

En las respuestas a la encuesta aplicada a 109 pescadores, el 56 % manifiesta pescar en más de en una región de Patagonia y en otras más al norte. El 92 % se mantiene pescando entre 3 y 12 horas, en ríos, embalses y lagos. Aproximadamente el 59 % del total pescan

desde embarcaciones, y el resto solo desde la orilla. El 38,5% no suele lavar su bote o wader después de pescar. El 15% usa a las almejas asiáticas como carnada viva. El 81,7 % manifestó conocer los problemas de invasiones biológicas en general en aguas dulces. Las valvas encontradas en la ribera del sitio AR el 7 de junio de 2017 (AR-X) tienen valores significativamente más altos de LV que las recolectadas en el ambiente, ya sean estas de almejas vivas (AR-O_1 a 3) o muertas (AR-O_m) (prueba de Kruskal-Wallis, $p=0,000$; para las comparaciones múltiples, ver prueba de Dunn en la Tabla 1.10). Los valores de AR-X no se diferencian de las de CNR (Club Náutico de General Roca), una población más antigua, sobre el Río Negro. Finalmente, las del sitio LAG, cercano a CNR, son significativamente menores a las de AR-X, aunque mayores a las AR-O (vivas y muertas). En la muestra de especímenes muertos de la población del río Limay (AR-O_m) se detectó un dato atípico (*outlier*), correspondiente a un individuo de gran tamaño, similar a la de la muestra AR-X y las del Río Negro. A los efectos de las comparaciones dicho valor no fue utilizado (Figura 1.14).



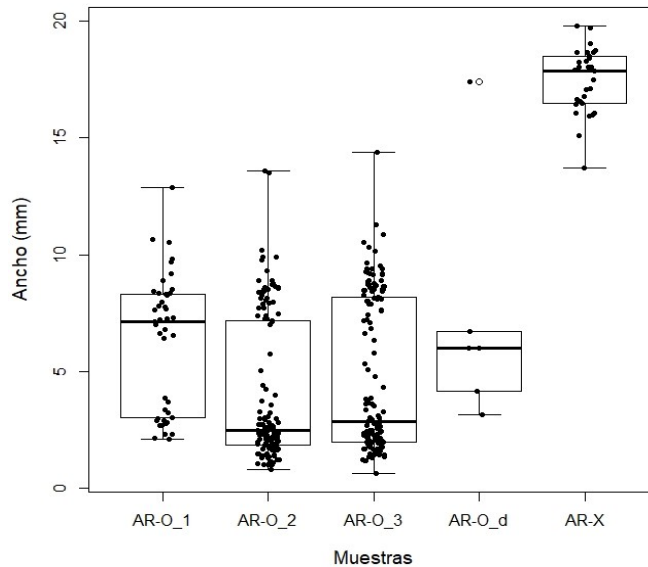


Figura 1.14 Gráficos de cajas de largo (LV), alto (AIV) y ancho (AnV) de las réplicas de las muestras: AR-O: 1-3 réplicas, AR-O_m: almejas muertas en el hábitat, AR_X: almejas halladas en un campamento; CNR: Club Náutico de General Roca y LAG: Lagunitas, (datos de CNR y LAG corresponden a sitios del río Negro tomados de Archuby et al. 2013). El rectángulo (caja) representa los valores intercuartílicos (q1-q3), la recta trasversal del rectángulo representa a la mediana y los bigotes (las rectas verticales y sus extremos) representan el otro 50% de los datos.

De la evaluación de las comparaciones *a posteriori* (método de Dunn, Tabla 1.10) se desprende que:

- Las muestras de almejas muertas tomadas de la misma población no se diferencian de las muestras de especímenes vivos.
- Las valvas de la muestra AR-X, potencialmente dejada por pescadores, se diferencia de todas las muestras tomadas de la población del sitio AR-O, ya sean comparadas con los datos de almejas vivas (AR-O_1 a 3) o muertas (AR-O_m).
- Los valores de la muestra AR-X no se diferencian de los tamaños de las almejas del Club Náutico de General Roca, aunque sí de la localidad Lagunitas.

Tabla 1.9 Lista de comparaciones múltiples de largo (LV) con el método de Dunn. En negrita se muestran las diferencias significativas. AR-O: 1-3 réplicas, AR-O_m: almejas muertas en el hábitat, AR_X: almejas halladas en un campamento; CNR: Club Náutico de General Roca y LAG: Lagunitas, (datos de CNR y LAG corresponden a sitios del río Negro tomados de Archuby et al. 2013).

Sitios a comparar		Z	p	p aj.
AR-O_1	AR-O_2	3.122402	1.79E-03	0.003
AR-O_1	AR-O_3	2.273561	2.30E-02	0.032
AR-O_2	AR-O_3	-1.27377	2.03E-01	0.250
AR-O_1	AR-O_m	0.586628	5.57E-01	0.616
AR-O_2	AR-O_m	-0.77915	4.36E-01	0.509
AR-O_3	AR-O_m	-0.39142	6.95E-01	0.730
AR-O_1	AR-O_X	-6.36168	2.00E-10	0.000
AR-O_2	AR-O_X	-10.2252	1.53E-24	0.000
AR-O_3	AR-O_X	-9.5328	1.53E-21	0.000
AR-O_m	AR-O_X	-4.13523	3.55E-05	0.000
AR-O_1	CNR	-7.99906	1.25E-15	0.000
AR-O_2	CNR	-14.8799	4.45E-50	0.000
AR-O_3	CNR	-13.972	2.31E-44	0.000
AR-O_m	CNR	-4.35328	1.34E-05	0.000
AR-O_X	CNR	0.110413	9.12E-01	0.912
AR-O_1	LAG	-5.51029	3.58E-08	0.000
AR-O_2	LAG	-11.1212	9.89E-29	0.000
AR-O_3	LAG	-10.199	2.00E-24	0.000
AR-O_m	LAG	-3.24253	1.18E-03	0.002
AR-O_X	LAG	2.117455	3.42E-02	0.045
CNR	LAG	2.760494	5.77E-03	0.009

Las comparaciones para las variables alto (AlV) y ancho (AnV) muestran patrones similares, a excepción de la comparación con las poblaciones del río Negro, porque estas medidas no están disponibles en los datos de Archuby et al. (2013). En ambos casos las pruebas de Kruskal-Wallis arrojaron diferencias significativas [AlV, $p=0,000$ (Tabla 1.10); AnV, $p=0,000$ (Tabla 1.11)]. La muestra AR-X, del campamento de pescadores, es de mayor tamaño para ambas variables, las réplicas de la población del sitio (AR-O 1-3) mostraron algunas diferencias significativas y, finalmente, las valvas muertas en el hábitat no se diferencian de las réplicas. En las tablas 1.10 y 1.11 se presentan los resultados de las comparaciones a posteriori no paramétricas de Dunn.

Tabla 1.10 Lista de comparaciones múltiples de alto (AIV) con el método de Dunn. En negrita se muestran las diferencias significativas. AR-O: 1-3 réplicas, AR-O_m: almejas muertas en el hábitat, AR_X: almejas halladas en un campamento.

Sitios a comparar		Z	p no aj.	p aj.
AR-O_1	AR-O_2	4,325	1,53E-05	3,82E-05
AR-O_1	AR-O_3	3,229	1,24E-03	2,49E+00
AR-O_2	AR-O_3	-1,662	9,64E-02	1,38E+00
AR-O_1	AR-O_m	0,314	7,54E-01	7,54E-01
AR-O_2	AR-O_m	-1,619	1,05E-01	1,32E-01
AR-O_3	AR-O_m	-1,114	2,65E-01	2,95E-01
AR-O_1	AR-O_X	-4,897	9,75E-07	3,25E-06
AR-O_2	AR-O_X	-9,532	1,55E-21	1,55E-20
AR-O_3	AR-O_X	-8,614	7,06E-18	3,53E-17
AR-O_m	AR-O_X	-3,080	2,07E-03	3,45E-03

Tabla 1.11 Lista de comparaciones múltiples de ancho (AnV) con el método de Dunn. En negrita se muestran las diferencias significativas. AR-O: 1-3 réplicas, AR-O_m: almejas muertas en el hábitat, AR_X: almejas halladas en un campamento.

Sitios a comparar		Z	p no aj.	p aj.
AR-O_1	AR-O_2	4,253	2,11E-05	5,27E-05
AR-O_1	AR-O_3	3,015	2,57E-03	5,14E-03
AR-O_2	AR-O_3	-1,872	6,12E-02	8,75E-02
AR-O_1	AR-O_m	0,353	7,24E-01	7,24E-01
AR-O_2	AR-O_m	-1,267	2,05E-01	2,57E-01
AR-O_3	AR-O_m	-0,781	4,35E-01	4,83E-01
AR-O_1	AR-O_X	-4,999	5,77E-07	1,92E-06
AR-O_2	AR-O_X	-9,587	9,06E-22	9,06E-21
AR-O_3	AR-O_X	-8,550	1,23E-17	6,15E-17
AR-O_m	AR-O_X	-2,807	5,00E-03	8,34E-03

Los datos primarios de este Capítulo 1 se pueden consultar en los enlaces del Anexo 2.

Discusión

Características morfológicas, densidad y relación con el ambiente

Corbicula fluminea se caracteriza por la presencia de una concha robusta, con costillas comarginales gruesas, muy marcadas (Cuezco et al. 2020) como se observó en los

individuos de mayores tallas de la Figura 1.6. Los individuos adultos, en América del Sur, tienen una longitud máxima de la valva (LV) menor o igual a 50 mm (Cuezzo et al. 2020). En general, en esta especie el tamaño del adulto es muy variable (Araujo et al. 1993). Estas variaciones en LV de los ejemplares adultos podrían ser el resultado de las características ambientales de cada hábitat, tales como la productividad del hábitat, temperatura ambiente, tipo de sustrato y concentración de calcio, entre otros parámetros (McMahon 1983).

En el caso de los sitios estudiados, los mayores valores de LV superior para el sitio de río (AR LVsup: 20,07-26,56 mm), se debieron al impacto de las variaciones del nivel del agua en el sitio de embalse (RM LVsup: 11,42-26,01), con las áreas de colecta en las zonas de transición (orilla) causantes de mortalidad en la población de embalse, con efectos similares a los observados previamente para densidad. En contraste, la población de río (AR) tiene mayor estabilidad por lo que sus valores de LV superior fueron mantenidos estacionalmente.

Con todo, las poblaciones estudiadas no alcanzaron los valores de LV máximos reportados para otras poblaciones de ríos de la región. Por ejemplo, en el río Negro se publicaron tamaños máximos entre 34 y 37 mm (Semenas y Flores 2005; Archuby et al. 2013; Hünicken 2018), mientras que, en este estudio, las LV máximas alcanzaron el valor de 30,62 mm en la población del sitio de río AR. Esto puede estar relacionado con algunas limitantes de LVsup tales como productividad del hábitat (oligotrofia) o la temperatura ambiente medias que son relativamente bajas. La longevidad media de *Corbicula fluminea* en el sitio AR fue de 4,43 ($\pm 0,26$) años, similar a los valores más altos detectados en localidades de la desembocadura del río Negro. Pero el índice de crecimiento (2,64) sin embargo y la tasa K, fueron ligeramente menor que la media ($\phi' = 3,02$, $K = 0,81 \pm 0,20$) de estas mismas localidades (Hünicken 2018), probablemente relacionados también a las características de los ambientes del Limay, que favorecen un crecimiento más lento, por los limitados recursos del ambiente. ϕ representa y cuantifica la energía de un hábitat o nicho, porque está directamente relacionado con el rendimiento del crecimiento, y por lo tanto al metabolismo y consumo de alimentos (Munro y Pauly 1983).

Respecto a otras variaciones morfológicas, además de las propias medidas de largo, ancho y alto, están las relaciones (proporción) entre estas, que determinan variantes morfológicas. En general, se acepta que las conchas de los bivalvos tienen una gran plasticidad para adaptarse a las diferentes condiciones ambientales y ecológicas y esto es muy común en las especies de bivalvos de agua dulce (Baker et al. 2003).

En poblaciones de *Corbicula* particularmente, varios estudios muestran la considerable variabilidad de la concha que exhibe este grupo (Renard et al. 2000; Park et al. 2002; Pfenninger et al. 2002; Lee et al. 2005), y también específicamente *Corbicula fluminea* (Sousa et al. 2007b). Las características color y morfología de la concha, si bien son los caracteres taxonómicos más comunes y los únicos utilizados por los primeros malacólogos, en la actualidad son caracteres taxonómicos limitados para distinguir taxones (Lanteri y Cigliano 2006), lo que sugiere incluso que la taxonomía del género *Corbicula* probablemente presente más sinonimias que las esperadas (Araujo et al. 1993).

En este estudio la alometría significativamente positiva encontrada de ancho respecto a largo, alto respecto a largo, y ancho respecto a alto, indican que a medida que la almeja va creciendo, va disminuyendo su forma relativamente aplanada y corta, por una forma un poco más redondeada y alta. Esto es relativamente común en las conchas de los bivalvos que, durante la ontogenia, se vuelven progresivamente más altas y más gruesas (Gaspar et al. 2002), lo que está asociado al mantenimiento de una adecuada relación área/volumen respecto al ambiente (Rhoads y Pannella 1970).

Este fenómeno es más evidente para el sitio de río AR, en comparación con el sitio de embalse RM, como demuestran los valores de las pendientes de la Tabla 1.8. El ancho es la medida que más alométricamente crece, seguido por largo y alto. Determinar la causa de las variantes alométricas, sin embargo, puede resultar complejo, debido a la interacción multicausal de los efectos que pueden originar cambios morfológicos. Se pueden mencionar, por ejemplo, la adaptación a: la presencia de epifauna, evitar la depredación y el parasitismo, mantener un flujo de corriente adecuado en condiciones de hacinamiento y adaptarse a la exposición de las olas, el tipo de sustrato, las corrientes, la salinidad y la disponibilidad de calcio (Stanley 1983; Gardner y Skibinski 1991; Willis y Skibinski 1992; Norberg y Tendengren 1995; Baker et al. 2003; Sousa et al. 2007b), o incluso otros factores bióticos intrínsecos como tasas de crecimiento más lentas (Gardner et al. 1993; Stirling y Okumus 1994; Bonel et al. 2013).

Las principales diferencias abióticas entre los sitios AR y RM, son principalmente aquellas relacionadas con su naturaleza, i.e. lótica y léntica respectivamente. Además, difieren en el tamaño de partícula del sustrato, que es gruesa en el sitio de río AR, y más fina en el sitio RM. Sin embargo, la forma de las conchas (más altas y más anchas durante el crecimiento) observadas en ambos sitios, pero más marcadamente en el sitio de río AR, está al parecer relacionada con la hidrodinámica de los ambientes, a su vez asociada al tamaño de partícula del sustrato. Las conchas de bivalvos inflados requieren más fuerza

para la penetración del sedimento que las conchas aplanadas lateralmente (Trueman et al. 1966), y muy pocas especies con formas isodiamétricas (formas de alta esfericidad) son excavadoras rápidas (Stanley 1969).

La tendencia en varias especies de bivalvos es que las conchas se vuelvan más altas y más anchas durante el crecimiento, lo que puede deberse a su función de contrarrestar el desplazamiento involuntario por turbulencias y corrientes (Eagar 1978; Hinch y Bailey 1988). Esto se corresponde a los observado en el ambiente lótico AR, y también en menor medida por influencia del oleaje, en el sitio de embalse RM.

Las larvas de *Corbicula fluminea* incluyen el estado trocófora, velíger y pedivelíger. Los dos primeros estadios parecen no adaptarse bien a la vida libre, por lo que son incubadas en las hemibranquias, y comúnmente liberadas al medio como larvas pedivelígeras en estado avanzado de desarrollo o como juveniles de charnela recta (Kraemer y Galloway 1986). Según Cao et al. (2017), en climas templados, los individuos inmaduros se liberan de las cámaras branquiales casi en estado juvenil, mientras que, en los climas subtropicales, la liberación se produce en una etapa larval pedivelíger.

Esto explicaría la ausencia de larvas en el plancton en los sitios estudiados, porque al liberarse en este estado, rápidamente se asientan y se entierran en el sustrato, o se anclan a sedimentos, vegetación o superficies duras debido a la presencia de un hilo o biso mucilaginoso (Figura 1.13) (Cataldo y Boltovskoy 1999; McMahon 2000). Eventualmente, estos juveniles pueden llegar a suspenderse por corrientes turbulentas (McMahon 2000), pero como este proceso ocurre con ellas habitualmente unidas a granos de arena (Kraemer y Galloway 1986), es probable que se mantengan formando parte del ambiente bentónico más que planctónico.

La escasa presencia de larvas libres en el plancton se ha registrado en otros climas templados, como en el río Columbia, EUA, y ocurre antes de los registros alta temperatura del agua y máxima abundancia de larvas planctónicas (Hassett et al. 2017). La ausencia de larvas en el plancton también se ha observado en el Río de la Plata y cuerpos de agua anexos (Darrigran G. com. pers.). Esto sugiere una influencia de la temperatura en el tiempo de incubación, donde las bajas temperaturas inhiben la liberación de larvas, como ocurre en el mejillón dorado, *Limnoperna fortunei* (Darrigran et al. 2002).

En relación con los juveniles y adultos de *Corbicula fluminea*, estos prefieren hábitats donde la arena es predominante (Cenzano y Würdig 2006; Duarte y Diefenbach 1994) y en general el tamaño de grano promedio varía entre 80-140 μm (Cataldo et al. 2001;

Silveira et al. 2016). Sin embargo, esto podría ser, en cierto modo, contradictorio con sus preferencias por ambientes lóticos (corrientes) respecto a lénticos (lagos y embalses) (McMahon 1983; Darrigran 1992), en tanto que las características de los sedimentos describen la cantidad de energía transferida al fondo: los granos más grandes indican hábitats con mayor velocidad del agua (lóticos), y los granos más pequeños, hábitats de depositación (lénticos) (Zeiringer et al. 2018). Esto se evidenció también en este estudio, con partículas del sustrato más grande en sitios de río, respecto a embalse (Silveira et al. 2016). Un buen ejemplo, se mostró para el bivalvo *Anodonta anatina* (Englund y Heino 1996), en el que la especie podría verse favorecida por las corrientes de agua debido al ahorro de energía relacionado con los movimientos de filtración que realizan estos bivalvos. Esto fue coincidente, en general, con los resultados encontrados en el presente estudio en el cual *C. fluminea* tuvo un relativo mayor éxito (mayores valores de densidad, LV, y estabilidad poblacional en el tiempo) en el ambiente lótico (sitio de río AR) respecto al léntico (sitio de embalse RM), al menos en los márgenes de este último tipo de ambiente.

En general, los valores de densidad poblacional registrados fueron similares a otros de la región (ríos Neuquén y Negro) (Tabla 1.4). Esta resulta ser variable, con los más altos valores de densidad reportados en secciones lóticas del río. Los valores menores se registraron, en este estudio, en la desembocadura del río Negro, en la zona intensamente antropizada de Paso Córdoba y en el embalse RM. Algunas de las características de estos ambientes ofrecen cierto estrés ecológico a la especie: zona cerca del estuario (por los valores de salinidad) (Morton y Tong 1985; Bertrand et al. 2017), o el embalse con fines hidroeléctricos (por variaciones del nivel del agua) (Paschoal et al. 2015), respectivamente.

Sin embargo, en general, los valores de densidad reportados en todo el sistema Limay-Negro estuvieron muy por debajo de los valores máximos encontrados para esta especie en otros ecosistemas de América del Sur como por ejemplo en Brasil (Río Grande do Sul), Argentina (Río de la Plata), o el resto del mundo Bulgaria (Danubio), Portugal (Mondego), EUA (New River), entre otros, con valores entre 1.200 a 269.000 ind m⁻², (Cherry et al. 1986; Darrigran 1991; Dreher-Mansur y Garces 1988; Dreher-Mansur et al. 1994; Franco et al. 2012; Hubenov et al. 2013; Modesto et al. 2013). Debido a que *C. fluminea* está presente en el río Negro desde hace más de 20 años (Cazzaniga y Pérez 1999) el menor éxito invasivo respecto a estas otras regiones, puede deberse a los relativamente bajos valores de temperatura media anual (Díaz et al. 2007) y a la

oligotrofia de la mayoría de los grandes cuerpos de agua de la región Patagónica (Temporetti et al. 2001), que influyen en la dinámica de las poblaciones de esta especie.

Los mayores valores de densidad de *Corbicula fluminea* registrados en el sitio de río AR respecto al sitio de embalse RM coincide con otros estudios, en los que se reportan mayores densidades de la invasión en ríos y canales (Eng 1979; Rodgers et al. 1977; Belanger et al. 1985; Marsh 1985; Boltovskoy et al. 1997) respecto a lagos y embalses (Abbott 1977; Dreier y Tranquilli 1981; Beaver et al. 1991; Karatayev et al. 2003). Esta especie, como se mencionó anteriormente, tiene esta preferencia por ambientes lóticos, y cuando ocupa los ambientes lénticos (lagos y embalses), suelen ser en áreas marginales bien oxigenadas (McMahon 1983; Darrigran 1992) con una ligera pendiente y un sustrato preferentemente arenoso (Santos et al. 2012).

Dentro de los ambientes lénticos, esta ubicación preferencial de las almejas en áreas marginales habría sido una causa importante de los valores menores de densidad encontrados con respecto al ambiente de río AR, así como de las variaciones temporales del propio sitio RM. Esto se explica por la influencia de las fluctuaciones del nivel del agua en la zona litoral de los embalses (Logez et al. 2016), causantes de la exposición subaérea (ejemplo a la luz solar y deshidratación) de los individuos de *C. fluminea* (Sousa et al. 2012; Paschoal et al. 2015). Este fenómeno se ha observado ya previamente, en el caso del estudio de las poblaciones de esta especie en el embalse de la Central Hidroeléctrica de Furnas (Minas Gerais, Brasil), en el que se demostró influencia de las disminuciones temporales del nivel del agua en los embalses, junto con la exposición a la luz solar, sobre ciertos aspectos poblacionales de *C. fluminea* (Paschoal et al. 2015). Estos autores observaron una mayor estabilidad ambiental hidrológica para *C. fluminea* (aumento de la densidad), a una mayor distancia del margen (aproximadamente 20 m), por menor exposición a la luz solar.

Debido al diseño de muestreo de este estudio, con colectas en las zonas costeras someras de cada sitio, es que pudo observarse el efecto de las variaciones del nivel del agua del embalse en la dinámica poblacional. Como se mencionó anteriormente, las zonas costeras de embalses, son ambientes de transición, y los cambios temporales de nivel de agua, que las exponen, son causantes de mortalidad en las poblaciones. Por ejemplo, en el muestreo de invierno RM-I (20/09/2017) se encontraron todos los individuos muertos, debido a una disminución de 3 m del nivel del agua del embalse en los meses previos, particularmente en junio de 2017. Desde esa fecha hasta el muestreo de primavera RM-P (10/12/2017) ocurrió un aumento de 3 m del nivel del agua que dificultó la recuperación de la población

en la nueva zona de inundación, que en definitiva tuvo un aumento neto de 6 m respecto a junio de 2017. Como resultado, en ese muestreo de RM-P no se encontraron individuos.

En los muestreos siguientes (otoño y verano) de RM, en los que las variaciones del nivel del agua fueron de menos de 1 m, la población mostró un aumento, principalmente de individuos juveniles, que conformaron un solo componente modal (Figura 1.8), con réplicas relativamente homogéneas (Figura 1.9), tanto en RM-O ($LV_{media}= 7,5$ mm, como en RM-V ($LV_{media}= 10,83$ mm). *Corbicula fluminea* tiene una resistencia fisiológica relativamente pobre, sin embargo, su rápida recuperación por elevadas tasas de crecimiento y de fecundidad causan la rápida recolonización del ambiente por la población (McMahon 2002).

La revisión de las adaptaciones de resistencia en otros invasores acuáticos de América del Norte reveló una tolerancia fisiológica más pobre o equivalente, en relación con las especies nativas relacionadas taxonómicamente, lo que sugiere que no es indispensable una amplia tolerancia fisiológica para el éxito invasivo (McMahon 2002). Como mostraron los resultados de este estudio, con una recuperación zonal en un lapso de 7 meses, con aumento de la densidad de 0 a 106 ind m^{-2} (etapa correspondiente a un crecimiento exponencial en una curva de crecimiento de una especie no nativa, invasora (Darrigran y Damborenea 2006). En contraste, las especies de bivalvos nativos de América del Norte a menudo están mejor adaptados a hábitats estables donde la perturbación es poco frecuente (e.g. bivalvos uniónididos de agua dulce). Estos se caracterizan por un crecimiento lento, una vida prolongada y una baja fecundidad efectiva, lo que ralentiza la recuperación de la población (selección K). El aumento de la densidad poblacional también pudo estar relacionado con la migración o arrastre desde zonas más profundas o asentamiento de pediveligers desde esas zonas, como ocurre durante el reclutamiento de otras especies invasoras como el mejillón cebra *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) y el mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Horvath et al. 1996; Ezcurra de Drago et al. 2006).

En el sitio de río AR, a diferencia de RM, se observó cierta estabilidad poblacional al encontrarse diferencias solamente del último muestreo (AR-V), con mayores valores de densidad de adultos, respecto al primero (AR-O), que tuvieron 1 año y 8 meses de diferencia. Este aumento puede deberse tanto a la progresión natural de la invasión, como a un efecto positivo de la temperatura (de esta estación verano) en la reproducción de esta especie, que requiere temperaturas del agua de al menos 15°C (McMahon 2000). Además,

este muestreo de verano, mostró cuatro componentes modales, a diferencia de los previos que tuvieron tres.

Estructura poblacional y ambiente

En el sitio de río AR, el primer componente modal (cohorte 1) de cada muestreo estuvo caracterizado por los mayores valores de densidad de AR-O, AR-I, AR-P, excepto en verano AR-V cuyo primer componente modal fue menos abundante que el segundo. En estudios poblacionales de la especie en el río Negro también se ha encontrado coincidencia entre los mayores valores de densidad y el postreclutamiento (Hünicken 2018), que es el momento en que comienza la incorporación de una cohorte de juveniles. Un patrón similar se halló en este estudio, tal como se observó en la evaluación del modelo de crecimiento (Figura 1.11), en coincidencia con la presencia de la cohorte de las almejas más grandes. Este mismo patrón se observó en *C. fluminea* en otros ecosistemas acuáticos (Hornbach 1992; Cataldo y Boltovskoy 1998; Sousa et al. 2008b).

La influencia de la temperatura sobre las poblaciones *C. fluminea* observada en las variaciones estacionales evidenciada en este trabajo, tiene relación con el efecto de esta variable principalmente en la reproducción de la especie. Los cuatro componentes modales presentes en el sitio AR en el verano, evidencian un evento de postreclutamiento causado por aumento de las temperaturas, que no fue observado en el resto de los muestreos estacionales del sitio (con 3 componentes modales cada uno). En general el desove, clímax de la actividad reproductiva, típicamente tiene lugar dentro de un rango estrecho de temperaturas, que a menudo es especie-específico (Nelson 1928). En esta especie, una temperatura en aumento inicia la actividad de reproducción y eventualmente da como resultado la liberación de gametos. También una segunda fase reproductiva puede desencadenarse por una temperatura descendente, tal como fue observado en otro bivalvo invasor como el mejillón dorado en el Río de la Plata, de clima templado (Darrigran et al. 2003). Además de la temperatura, los niveles altos de oxígeno disuelto también determinaron las evacuaciones gonadales (Morton 1977).

En este estudio, las mencionadas características de la población en la estación más cálida (verano) evidenciaron la influencia positiva de la temperatura en la población de la especie. Experimentalmente, el éxito reproductivo y las tasas de crecimiento de *C. fluminea* aumentaron fuertemente con el calentamiento del agua durante el invierno (Weitere et al. 2009). La influencia de la temperatura sobre la reproducción, un patrón

común de moluscos en general, se ha observado también en el mejillón dorado, *Limnoperna fortunei* (Darrigran et al. 1999, 2003; Giglio et al. 2016).

La temperatura tiene, además de en la reproducción, influencia en las características fisiológicas de *Corbicula fluminea* en general. Esta especie tolera hasta 34 °C (McMahon 1983), aunque es un poco variable el límite mínimo, con reportes de tolerancia de 2 °C (Mattice 1977; McMahon 1983) o entre 0 a 2 °C (Patrick et al. 2017), pudiendo sobrevivir varias semanas en aguas a 0°C (Müller y Baur 2011). Por esto, se la referencia como una especie tolerante a bajas temperaturas del agua en general (Sousa et al. 2008b). Sin embargo, *C. fluminea* a menudo sufre eventos de mortalidad masiva durante las bajas temperaturas invernales, en las que mueren primero los individuos juveniles (Werner y Rothhaupt 2007). Esta también podría ser una de las causas del registro de los cuatro componentes modales en el muestreo de verano del sitio AR, debido a una baja supervivencia de juveniles durante otras estaciones más frías. En otros animales se ha demostrado que los individuos más grandes tienen una mejor capacidad para almacenar energía y, por lo tanto, una mejor resistencia contra diferentes factores estresantes (Eckmann 2004). En altas latitudes del hemisferio norte, por ejemplo, la formación de hielo entre las aguas puede limitar la distribución y los impactos de *C. fluminea* (Simard et al. 2012).

Según modelos de predicción de la idoneidad del hábitat global para *C. fluminea*, basados en conjuntos de datos climáticos y ambientales, y usando la temperatura media de la cuarta parte más fría del año como variable más importante, esta especie se encuentra actualmente en el límite probable obtenido, en la región de la Patagonia (Gama et al. 2016; Reyna et al. 2018). Darrigran (2002) sugirió que la especie estaba invadiendo la mayor parte de la región central y oeste de América del Sur, con una brecha en los registros debida probablemente a la falta de estudios para la especie. Actualmente *C. fluminea* tiene amplia distribución por América del Sur, incluida gran parte de las regiones mencionadas, con límite en Patagonia norte (Darrigran et al. 2020).

Los estudios de la biología reproductiva, así como los relacionados con la dinámica poblacional, son una base para las tendencias predictivas del comportamiento de poblaciones de bivalvos Bioinvasores de las regiones ocupadas por estas especies. Esto representa un aspecto crucial para establecer protocolos tendientes al control de su rango de invasión (Giglio et al. 2016). Los resultados de este estudio, con los valores de temperatura reportados para la región, podrían aportar a la construcción de modelos predictivos basados en datos de presencia/ausencia de la especie y las características

ambientales de los sitios. Los modelos generales que intentan encontrar patrones de distribución a gran escala y establecer relaciones entre la abundancia de *C. fluminea* y los factores abióticos serán muy informativos para el análisis de riesgos de invasión (Sousa et al. 2008b), especialmente para la región de Patagonia, en donde la introducción de especies exóticas ya ha originado cambios sobre la biota nativa (CDB 2010). Esta información será vital para la adopción de medidas de mitigación en las primeras fases de la invasión y para reducir sus impactos ecológicos y económicos negativos. En hábitats donde la presencia de la especie es efectiva, con altos valores de densidad, se necesitan métodos para erradicar o controlar esta especie invasora para apoyar las medidas de manejo (Sousa et al. 2008b).

No obstante, a los límites de tolerancia a bajas temperaturas mencionados, existen registros de la especie en Canadá e Irlanda (Kirkendale y Clare 2008; Caffrey et al. 2011), más al norte de lo predicho por los modelos de pronósticos de distribución de la especie de Gama et al. (2016). Este relativo éxito reciente de la invasión de *C. fluminea* en el hemisferio norte puede ser por una mayor tolerancia a las bajas temperaturas del agua (Mattice 1977; Simard et al. 2012), o al incremento de estas por el cambio climático (Weitere et al. 2009). El cambio climático provee más oportunidades para las especies invasoras de cruzar las barreras geográficas históricas, y para su establecimiento y propagación en nuevas áreas (Walther et al. 2009). Aunque también es destacable que algunas poblaciones *C. fluminea* en el este de los Estados Unidos, parecen estar restringidas a áreas que reciben descargas térmicas de centrales eléctricas, durante los meses de invierno (Thomas y MacKenthum 1964; Eckbald 1975; Rodgers et al. 1977; Dreier y Tranquilli 1981).

La distribución bimodal de frecuencia de individuos por clases de longitud máxima se ha observado en esta especie (Poleze y Tasso-Callil, 2015), aunque también hay registros de distribución polimodal (Darrigran y Maroñas 1989; Hünicken 2018). La predominancia de individuos de pequeñas tallas se debe a la baja supervivencia de los adultos (McMahon 2000, 2002), unido a la alta producción de juveniles (entre 60.000 y 70.000 por individuo) (Byrne et al. 2000; McMahon 2002). Esto podría señalar la presencia de una población no solo estable, sino también en expansión, en contraposición a la situación en que se encuentra *C. fluminea* en el litoral del Río de la Plata, que se halla en retracción (Reshaid et al. 2017).

Mecanismos de dispersión

En general, respecto a la dispersión natural de esta especie, el éxito invasivo y la posterior expansión local de *C. fluminea* se ha atribuido más a sus características naturales que a su tolerancia fisiológica (McMahon 2002). Por ejemplo, en el caso de los filamentos del biso observados en juveniles (Figura 1.13), se ha descrito que la larva pedivelíger se asienta sujetándose al sustrato por este delgado filamento (Kraemer 1979) que se mantiene en los juveniles hasta los 14 mm de longitud máxima (Prezant y Chalermwat 1984). Con los filamentos del biso, las almejas pequeñas a menudo se enredan a materiales vegetales a la deriva a favor de la corriente, conchas o guijarros arrastrados por el agua, o el transporte de pequeños juveniles bisados adherido a patas o plumas de aves (Prezant y Chalermwat 1984).

La utilización de filamentos bisales es considerado el principal factor de dispersión natural de ecosistemas acuáticos (Minchin y Boelens 2018). Los filamentos mucosos son producidos por acúmulos de mucocitos presentes en la hemibranchia interna del ctenidio de *C. fluminea* en las primeras etapas de su vida y ayudan en su dispersión por las corrientes de agua (Kraemer 1979; Minchin 2014). Estos filamentos, al ser mucosos y relativamente viscosos, se extienden hacia arriba en el flujo de agua ayudados por el sifón exhalante, y produce una resistencia suficiente para levantar las almejas por encima del sustrato (Prezant y Chalermwat 1984). Este efecto de “barrilete” puede elevar a las pequeñas almejas en la columna de agua de la misma manera que los hilos de seda de algunas arañas actúan en su dispersión aérea (Platnick 1976). La ausencia de velo ciliado en *C. fluminea*, debido al estado avanzado del desarrollo, no permite que las larvas desarrollen actividad nadadora (Kraemer y Galloway 1986), pero este filamento complementa esta carencia.

En un experimento realizado por Prezant y Chalermwat (1984), mientras las almejas flotaban mantuvieron un sifón exhalante anormalmente expandido, probablemente, según mencionan los autores, un reflejo de la producción del hilo mucoso. Suspendida en la columna de agua, las almejas no respondieron a los estímulos táctiles que normalmente causarían aducción de los músculos retractores que contraen longitudinalmente al pie, causando el cierre brusco de las valvas (Checa y Domènech 2009). Esta insensibilidad podría ser importante para prevenir la aducción temprana, que generalmente rompe la conexión entre la almeja y el hilo mucoso, mientras flota. Tras la aducción y la correspondiente pérdida de moco, las almejas se hunden, lo que demuestra la función de flotabilidad en estos casos.

Adicionalmente, la forma más aplanada en juveniles respecto a una forma más alta y redondeada en adultos, observada en el análisis alométrico de estas poblaciones, especialmente en el ambiente lótico AR, podría constituir otra forma de dispersión natural de estas poblaciones. El aumento de la relación superficie/volumen podría causar más fácilmente el desplazamiento involuntario por turbulencias y corrientes, que durante el crecimiento se contrarresta con la forma más anchas y más alta del adulto (Eagar 1978; Hinch y Bailey 1988). Ha sido documentado el transporte directo de larvas o juveniles de *Corbicula fluminea* arrastrados a lo largo de los fondos de los ecosistemas acuáticos con corrientes de agua (Sinclair y Isom 1963; Britton y Morton 1979; Eng 1979).

Otras formas de dispersión natural han sido sugeridas, por ejemplo, por transporte incidental de pequeños juveniles unidos a patas o plumas de aves o transportados dentro de los tractos gastrointestinales de peces o aves (Britton y Morton 1979, McMahon 1982). Sin embargo, la viabilidad de corbículas en las vías gastrointestinales de las aves durante el transporte es cuestionable, y se ha sugerido que ocurra una alta mortalidad de almejas (Thompson y Sparks 1977; McMahon 1982; Darrigran y Colautti 1994). En bivalvos esféricos, el transporte dentro del tracto intestinal de las aves es improbable (nuevamente debido a la mortalidad) (Prezant y Chalermwat 1984), aunque hay casos de potencial dispersión por ese medio en otros bivalvos invasores, como por ejemplo el mejillón dorado (Belz et al. 2012), pero puede ocurrir transporte externo en patas o alas de aves o en patas de insectos (Mackie 1979). En general, estas vías son posibles, aunque probablemente ocurran con baja frecuencia, y son consideradas pasivas, contrario a la favorecida por el filamento bisal (Prezant y Chalermwat 1984).

Otro de los principales factores que favorecen la colonización de nuevas áreas es la incubación de las larvas en las branquias de las especies de *Corbicula* (McMahon 1983; Kraemer y Galloway 1986; McMahon y Williams 1986; Morton 1986; Komaru et al. 1998). Incluso se considera que el estado adulto de *C. fluminea* tiene mayor capacidad de dispersión que los estados larvales, a través de la antropocoria (Darrigran y Damborenea 2005b). Esta última, principalmente relacionada con el transporte de ejemplares como carnada viva en la pesca (McMahon 2000; Belz et al. 2012) o de personas que transportan ejemplares vivos de *Corbicula* sp. para su consumo (Counts 1986).

Sin embargo, la ocurrencia de incubación *C. fluminea* puede variar entre poblaciones. Por ejemplo, en estudios de la región pampeana, los individuos incubadores llegaron a alcanzar hasta más del 90% de la población (Cao et al. 2017). En el presente trabajo se detectó la presencia de larvas en branquias en los individuos de *C. fluminea* colectados

en octubre de 2018 y marzo y julio de 2019. Este hecho, sumado a la ausencia de larvas en las muestras del plancton en los sitios estudiados, permite asumir, para la región patagónica, la capacidad incubatoria de las almejas hasta estadio juvenil. Las larvas de *C. fluminea* que habitan en la región neotropical evitan el estrés osmótico porque la fertilización ocurre dentro de la cavidad paleal y las larvas se incuban dentro de las hemibranquias internas (las cuales se modifican formando cámaras de cría) o externas (Park y Chung 2004), y se liberan 100-125 h después de la fertilización (King et al. 1986).

En relación con la incubación de larvas, según la clasificación de Miyazaki (1936), las especies de *Corbicula* pueden categorizarse en tres grupos según sus caracteres reproductivos y ecológicos. Grupo I con especies monoicas, vivíparas e incubatorias, con larva velíger planctónica no nadadora y viven en agua dulce. Grupo II: dioicas, ovíparas y no incubatorias de agua dulce; y Grupo III: dioicas, ovíparas, no incuban a sus juveniles, con larvas planctotróficas nadadoras y viven en aguas salobres. *C. fluminea* por sus características quedaría clasificada dentro del grupo I, junto a *C. leana* y *C. largillierti* (Park y Chung 2004), aunque en el caso de *C. fluminea*, en clima templados a fríos de la Región Neotropical, como se observa en el presente estudio, no presentan larva planctónica.

Las principales características reproductivas de esta especie, están asociadas a su éxito, lo que también contribuye a su rápida dispersión y colonización (Cataldo 2001). Por ejemplo, en las almejas, una vez iniciada la oogénesis, esta continúa para toda la vida del organismo (Kraemer et al. 1986; Cataldo et al. 2001; Cao et al. 2017), y tienen potencial de autofecundación y reproducción clonal (Ikematsu y Yamane 1977; Kraemer y Galloway 1986; Komaru et al. 1998). La reproducción clonal es un modo de reproducción asexual peculiar en el que los descendientes son clones paternos, heredan solo los cromosomas nucleares del esperma, mientras que todos los cromosomas nucleares maternos del ovocito se extruyen como cuerpos polares después de la fertilización (Ishibashi et al. 2003; Houki et al. 2011). Todas estas características son base para la hipótesis de que la introducción de un solo individuo puede iniciar una nueva población (McMahon 2000).

Las especies de *Corbicula* que se reproducen sexualmente tienen una distribución bastante limitada (Siripattrawan et al. 2000; Glaubrecht et al. 2003). Por el contrario, los linajes clonales se distribuyen en todo el rango del género desde Australia y Japón hasta el Cáucaso y África (Korniushin 2004). También son principalmente androgenéticos los linajes invasores de América y Europa (Lee et al. 2005; Pigneur et al. 2014b). Por

ejemplo, en análisis histológicos de ejemplares de *Corbicula fluminea* del Río Sauce Grande, Provincia de Buenos Aires, se encontraron espermatozoides biflagelados (Martín y Tiecher 2009), que es un indicador de la reproducción androgenética de esta especie (Siripattrawan et al. 2000). Estas formas reproductivas también se han observado en almejas del río Negro (P. Martín com. pers.), por lo que es probable que se extiendan también hasta el río Limay.

La predominancia de formas clonales puede deberse a que, si hay suficiente diversidad clonal debido a la colonización por diversos genotipos o debido a nuevas mutaciones, se podría seleccionar un clon exitoso con una tolerancia amplia y, a largo plazo, podría evolucionar un genotipo de propósito general (generalista) (Van Doninck et al. 2002). Esto a veces origina una diversidad genética muy baja, que se conoce como la "paradoja genética" de las especies invasoras (Allendorf y Lundquist 2003).

Las acumulaciones de grandes valvas de *C. fluminea* desarticuladas y encontradas en otoño en la ribera del sitio AR representan muy probablemente, restos de especímenes transportados de poblaciones de otros sitios con el fin de ser utilizados como carnadas en la actividad de pescadores. Por una parte, fueron encontradas en un sector de la ribera no alcanzado por el nivel usual del agua, junto a fogones, lo que descarta que las acumulaciones sean de origen no antrópico y por ello, sugiere una vinculación con la actividad humana. Patrones similares fueron detectados en islas y meandros del río Negro en diferentes puntos de su valle superior (F. Archuby com. pers.).

A su vez, los resultados de los análisis estadísticos muestran que las valvas de la ribera son significativamente mayores a las de la población de ese sitio, e incluso, sus tamaños casi no se superponen con los tamaños tanto de las almejas vivas como sus restos acumulados *in situ* (es decir, todas las de la ribera son tallas grandes inexistentes en la población natural aledaña). Estas evidencias permiten descartar que provengan de allí mismo, es decir, que los potenciales pescadores las extraigan de la misma población. En sitios en los que la invasión es más antigua, resulta dificultoso discernir si las acumulaciones de valvas en niveles altos provienen del mismo sitio o constituyen capturas de otros lugares (Archuby et al. 2013), constituyendo desechos de actividades de pesca. No obstante, en sitios en los que la invasión es más nueva, las poblaciones no alcanzarían tamaños apropiados para ser usados como carnada, y podrían detectarse especímenes trasladados de otras localidades invadidas, como demostraron los resultados comparativos.

Por el contrario, la semejanza estadística de los tamaños de los restos de valvas potencialmente dejadas por pescadores en el río Limay y las almejas vivas de sitios del río Negro (CNR: Club Náutico de Roca), sustentan también la hipótesis que estas acumulaciones representan los desechos de actividades pesqueras de la utilización de individuos provenientes de otras poblaciones establecidas con anterioridad (si no de la misma localidad CNR).

Las diferencias estadísticas en los valores entre CNR y Lagunitas (LAG), a pesar de que las localidades distan aproximadamente unos 500 m una de la otra, (LAG aguas abajo de CNR), podría interpretarse como una baja velocidad de dispersión de las poblaciones, que quedan circunscriptas a los sitios en los que se iniciaron (posiblemente sitios en los que es usual la actividad de pesca, como es el caso de CNR). Se observó, además, que todas las réplicas de individuos vivos de la población del sitio (AR-O) muestran una distribución no unimodal (ver descomposición polimodal de todos los datos del sitio Figura 1.8), no así la muestra de pescadores AR-X. La muestra de almejas muertas AR_d de la población del sitio tiene pocos datos como para evaluar este aspecto, aunque los tamaños coinciden con los de las almejas vivas. A su vez, es importante considerar que no puede descartarse que las poblaciones de esta especie presentan distribución heterogénea o en parches (Robinson y Wellborn 1988; Denton et al. 2012), de acuerdo con la historia de colonización de los hábitats. Por ejemplo, algunas réplicas del sitio AR presentan diferencias significativas de tamaño (e.g. AR-O_1 tiene mayores tamaños que 2 y 3. Ver Tablas 1.9, 1.10 y 1.11). A su vez, en el Río Negro, en las cercanías de General Roca, los especímenes del sitio LAG son significativamente menores a CNR (Club Náutico Roca), aún cuando se encuentran a escasos cientos de metros de distancia (Tabla 1.9).

Por otro lado, la encuesta aplicada a pescadores de la región, mostró que el 15% de los 109 pescadores encuestados, usa a las almejas asiáticas como carnada viva, y además un 56 % del total, pesca en más de una región de la Patagonia y otras más al norte, y el 92 % del total lo hace durante entre 3 y 12 horas, en ríos, embalses y lagos. Incluso, a pesar de que el 81,7 % manifestó conocer los problemas de invasiones biológicas en general en aguas dulces, el 38,5% no suele lavar su bote o wader después de pescar, a pesar de que en la región están recomendadas estas y otras medidas en el Reglamento de Pesca Deportiva Continental Patagónico desde 2011/2012, por la invasión en avance de la diatomea *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Mart.Schmidt y otras especies no nativas (<http://reglamentodepesca.org.ar/Reglamento-2019-20.pdf>).

Aunque algunos de los resultados podrían estar incluso subestimados, ya que algunas preguntas incluyen temas abordados en el reglamento mencionado, estos valores indican que es altamente probable que los pescadores utilicen almejas vivas incubadoras como carnada, que podría ser un importante vector potencial de la invasión en la región. Ello resalta la importancia del desarrollo de programas de concienciación pública sobre bioinvasiones y su dispersión por vectores para controlar su dispersión (Belz et al. 2012). El control siempre resulta de importancia, en cuanto una vez que se ha ingresado a una nueva cuenca, las tasas de dispersión de *C. fluminea* pueden ser tan altas como 276 km/año, como se observó durante la invasión del río Rin (Leuven et al. 2009). En la Cuenca del Plata, por ejemplo, la tasa de dispersión del bivalvo invasor mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) es de 240 km/año (Orensanz et al. 2002; Darrigran y Damborenea 2006).

El retraso que a veces ocurre en el asentamiento de la especie no nativa en el nuevo ambiente, se debe a que las especies nativas tienen a disposición, según Elton (1958), toda su energía para repeler el asentamiento de una especie no nativa a través de competencia interespecífica (e.g. alimentación, espacio), parásitos, etc. Esto se suma a que la propagación de especies invasoras de bivalvos de agua dulce no es un proceso continuo, sino con ciertos períodos de rápida propagación a larga distancia (Sousa et al. 2008a). Debido a que, antes de que las especies introducidas estén completamente adaptadas a las nuevas condiciones ambientales son relativamente fáciles de manejar (Darrigran y Damborenea 2015), son estas etapas iniciales las más importantes para la prevención y control de las bioinvasiones.

Conclusiones

- Los mayores valores de densidad y largo máximo de la valva en el sitio de río respecto al sitio de embalse, se asocian a una mayor reproducción y/o sobrevivencia de estas almejas en los ambientes lóticos; además, este ambiente mostró mayor estabilidad en el tiempo. Por el contrario, la variabilidad del nivel de agua del sitio de embalse, sería la causa de la alta mortalidad de la población de este ambiente.
- La alometría de las conchas (más altas y más anchas en individuos de mayor talla) observadas en ambos sitios, y más marcadamente en el sitio de río AR, podría estar relacionada con la hidrodinámica de los sitios (asociado además al tamaño de sustrato), probablemente con una función de contrarrestar el desplazamiento involuntario por turbulencias.

- La incubación de larvas por almejas adultas de *C. fluminea* de la región, en conjunto con su uso en las actividades pesqueras demostrada con las muestras externas asociadas a campamento de pescadores, y el análisis del perfil de pesca de la región (encuesta), sugieren la importancia de esta actividad en la dispersión antrópica de la especie.
- El filamento bisal y la forma aplanada de los juveniles, serían por otro lado, formas de dispersión natural aguas abajo de los ecosistemas invadidos.

CAPÍTULO 2 Impacto de *Corbicula fluminea* en la calidad físico-química del agua y los sedimentos

Introducción

Numerosas investigaciones se han centrado en los efectos funcionales de la almeja asiática *Corbicula fluminea* en los sistemas de agua dulce (Vaughn y Hakenkamp 2001; Sousa et al. 2008b; Sousa et al. 2009; Patrick et al. 2017). La actividad de estos moluscos bivalvos afecta principalmente a la composición de la columna de agua y de los sedimentos, al impactar en los ciclos biogeoquímicos de los elementos (Yamamuro y

Koike 1993; Patrick et al. 2017). Los principales procesos causantes de estos cambios son: la extracción de partículas de la columna de agua (Kasprzak 1986; Kryger y Riisgård, 1988; Welker y Walz 1998; Strayer et al. 1999), la extracción de nutrientes del agua y la excreción de nutrientes mediante biodeposición de heces y pseudoheces, y la bioturbación de los sedimentos (Vaughn y Hakenkamp 2001; Patrick et al. 2017).

Los organismos filtradores requieren procesar grandes volúmenes de agua para realizar sus necesidades metabólicas y reproductivas. Como consecuencia, altas densidades de organismos filtradores como *C. fluminea* modifican sustancialmente el ambiente, al transferir materiales de la columna de agua a los sedimentos (Patrick et al. 2017). En particular, esta especie tiene una de las tasas más altas de filtración y de asimilación entre los bivalvos de agua dulce, lo cual le permite crecer rápidamente, y esto les confiere un mayor potencial reproductivo respecto a otros bivalvos nativos (McMahon 2002). Pero durante sus actividades de alimentación/filtración, *C. fluminea* extrae un amplio rango de partículas, que incluyen microplásticos, microfibras, nanomateriales, metales, nutrientes, materia orgánica, etc. (Beaver et al. 1991; Strayer et al. 1999; De Stasio et al. 2008; Oliveira et al. 2018; Li et al. 2019; Kuehr et al. 2020). Como resultado, posiblemente *C. fluminea* contribuya a mantener la claridad de la columna de agua y sirva como un biofiltro, aumentando en ocasiones la calidad del agua liberada a los ecosistemas acuáticos aguas abajo (Patrick et al. 2017).

El calcio en particular, y sus compuestos, tienen un importante papel fisiológico, clave para los invertebrados de agua dulce. En el caso de los bivalvos, es necesario para la formación de las valvas, para la contracción muscular, media la expresión génica y permite contrarrestar la acidosis durante períodos de estrés, entre otras funciones (Ferreira-Rodríguez et al. 2017). Los efectos de la disponibilidad de este elemento sobre la distribución y capacidad invasiva de *C. fluminea* han sido estudiados (Ferreira-Rodríguez et al. 2017; Zhao et al. 2017), aunque se conoce poco sobre el efecto de esta especie sobre el ciclo de este elemento.

Corbicula fluminea registra altas tasas de filtración como se mencionó anteriormente, pero estas pueden variar intra e interanualmente (Viergutz et al. 2012), en función de numerosos factores, como: temperatura, metales disueltos, la disponibilidad de alimentos, la abundancia de fitoplancton, ciclos reproductivos, y la turbidez (Way et al. 1988; Pigneur et al. 2014a). Es decir, sus efectos pueden ser particulares para cada ambiente en relación con sus características.

El impacto de bivalvos sobre el ciclo de nutrientes también está relacionado con la liberación de grandes cantidades de nutrientes inorgánicos, principalmente nitrógeno, en forma de heces y pseudoheces (Asmus y Asmus 1991). El amoníaco (NH_3) y amonio (NH_4^+) son los principales productos de desecho nitrogenado (Bayne y Scullard 1977; Petersen et al. 2019), mientras que el fosfato (PO_4^{3-}) es la forma principal de fósforo liberado (Kuenzler 1961).

Los bivalvos, además, bioturban los sedimentos durante sus actividades de enterramiento (Vaughn y Hakenkamp 2001). Esta alteración de los sedimentos afecta el intercambio de aguas intersticiales con las suprayacentes, lo que perturba el equilibrio químico, altera el tamaño de las partículas, modifica la naturaleza de los componentes orgánicos y puede dar lugar a muchos otros cambios en las características del sedimento (Krantzberg 1985).

Corbicula fluminea, en comparación con otros moluscos, es considerada como una excavadora eficaz, por la presencia de estatocistos altamente desarrollados (McMahon 1991). Para excavar, *C. fluminea* extiende su pie hacia arriba mientras rota mínimamente su caparazón dentro del sustrato, lo que se ve facilitado por la forma de la concha relativamente redonda de esta especie (Knoll et al. 2017). De acuerdo este autor, esta especie habita más frecuentemente a varios centímetros debajo de la superficie. Por esta razón, provocan mezclado de sedimentos, generalmente en profundidades entre 3-20 cm, con poca perturbación por debajo de 20 cm (Lee 1970; Petr 1977). Esta características la convierten en un importante bioturbador de los sedimentos de ecosistemas acuáticos (Vaughn y Hakenkamp 2001)

Uno de los principales efectos de la bioturbación es la alteración de la dinámica de los nutrientes en los sedimentos y su interfaz con el agua (Gautreau et al. 2020). En particular, la dinámica del nitrógeno en la interfaz sedimento-agua es modificada por la comunidad de macroinvertebrados bentónicos. La dirección neta de transferencia difiere entre los sistemas en función del contenido orgánico total, la concentración de oxígeno, potencial redox y la intensidad de los procesos mediados por bacterias (Krantzberg 1985).

La bioturbación puede además aumentar sustancialmente la aireación de sedimentos. Cualquier proceso microbiano dependiente del oxígeno, como la descomposición orgánica y la nitrificación, debe potenciarse en presencia de un macrobentos, como resultado del aumento de la profundidad de sedimento aeróbico (Fry 1982). Las tasas de intercambio sedimento-agua de N-amonio se aceleran por las actividades de excavación (Chatarpaul et al. 1980).

Respecto al fósforo, la bioturbación también podría amplificar su flujo del sedimento a la columna de agua (Lee 1970), mediante la liberación P de los sedimentos bioturbados por la macrofauna en general (Hale 1975; Holdren y Armstrong 1980), a través de la interfaz sedimento-agua (Neame 1977). Este proceso fue ampliamente descrito por Kamp-Nielsen et al. (1982) de la siguiente manera: la infauna transporta sedimentos frescos desde zonas oxidadas, con alta actividad microbiana, hacia zonas reducidas. La penetración concurrente de oxígeno en sedimentos reducidos podría dar como resultado un aumento de la absorción de fosfato. Cuando los sedimentos del subsuelo se mueven a zonas más oxigenadas, los compuestos orgánicos refractarios pueden oxidarse y se puede predecir la liberación de fosfato. El aumento en el flujo de P dependerá de la porción degradable de sedimento transportado, y de las condiciones de oxigénicas en el sedimento y en la interfaz sedimento-agua (Krantzberg 1985).

La bioturbación, entonces, puede influir en la velocidad de liberación de P al cambiar los niveles de oxígeno del sedimento y los potenciales redox. Las formas de fósforo que son sensibles al potencial redox responderán de acuerdo con los límites impuestos por sus saturaciones fisicoquímicas. Sumado al aumento de las interacciones sedimento-agua causados por su bioturbación, los procesos de excreción y egestión de la macrofauna generan en conjunto un flujo neto de P de los sedimentos al agua (Krantzberg 1985).

Corbicula fluminea, en condiciones de microcosmos, provoca con su bioturbación la liberación de P de los sedimentos al agua de los poros y al agua suprayacente, promovida por la disolución reductora de óxidos de Fe fácilmente reducibles debido al agotamiento de oxígeno en los sedimentos superiores debido a la respiración de estos bivalvos. Los sedimentos afectados por esta bioturbación reflejan una menor capacidad para retener P, demostrando una mayor capacidad para reabastecer el agua de poro con sus sólidos del sedimento (Chen et al. 2016).

Además de los cambios físicos y químicos directos en el sedimento, la bioturbación incrementa la actividad microbiana, lo que da lugar a algunos de los cambios químicos observados como consecuencia de la bioturbación. La distribución microbiana, la abundancia y el metabolismo responderán a las siguientes alteraciones del carácter del sedimento por parte de la infauna (Driscoll 1975; Yingst y Rhoads 1980): (1) penetración de la zona aeróbica a mayores profundidades, (2) transporte vertical de compuestos reducidos de horizontes anaeróbicos a aeróbicos, (3) transporte vertical de partículas recientemente sedimentadas, orgánicamente ricas a profundidad en el sedimento, (4) peletización de granos floculantes después de la digestión por la macroinfauna, (5) ruptura

física de partículas de sedimento por la alimentación o actividades de madriguera (aumento de área de superficie para colonización microbiana), (6) generación de superficies fecales que pueden ser colonizadas, (7) lavado de metabolitos ácidos del sedimento.

Además del efecto sobre los nutrientes, los bioturbadores también impactan sobre los ciclos del carbono y la materia orgánica total en el sedimento, resultado principalmente del aumento de la abundancia microbiana asociada con la producción infaunal (Driscoll 1975). McCall y Fisher (1980) concluyeron que la reelaboración y alimentación de sedimentos por la macrofauna podría dar como resultado períodos alternos de actividad microbiana alta y baja. Los efectos de *Corbicula* registrados en este sentido, en la literatura antes citada, incluyen el consumo de cantidades significativas de material orgánico cuando las condiciones favorecen la alimentación pedal (usando cilios en el pie para recolectar materia orgánica del sedimento del cuerpo de agua), y también un efecto contrario al aumentar las reservas de materia orgánica enterradas cuando la alimentación por filtración promueve la deposición de materia orgánica (por producción de heces y pseudoheces) (Hakenkamp y Palmer 1999). La materia orgánica disuelta liberada por la secreción y excreción de los invertebrados también puede proporcionar una fuente de sustratos orgánicos para los microorganismos bentónicos (Krantzberg 1985).

Integrando, *Corbicula fluminea*, puede realizar las importantes funciones ecológicas en los sistemas de agua dulce que se representan en la Figura 2.1, adaptada de Vaughn y Hakenkamp (2001).

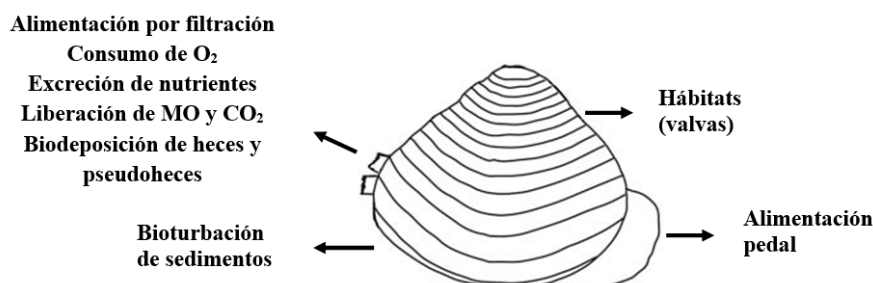


Figura 2.1 Posibles funciones de los bivalvos en ecosistemas de agua dulce. Adaptado de Vaughn y Hakenkamp (2001).

El objetivo de este capítulo fue analizar el potencial impacto de *C. fluminea* en calidad físico-química del agua y los sedimentos comparando sitios invadidos y no invadidos del río Limay.

Materiales y métodos

Determinación del tamaño de grano del sustrato

Se usaron los resultados de la caracterización de la composición del sustrato de las muestras del Capítulo 1.

Muestreo de aguas y sedimentos

Se colectó un total de 5 L de agua sub-superficial (0.2-0.3 m debajo de la superficie del agua) en botellas de plástico en cada sitio de muestreo. *In situ* se midieron los siguientes parámetros de agua: temperatura (T) y oxígeno disuelto (DO), porcentaje de saturación (Sat%) con un oxímetro YSI Pro 20; pH y conductividad eléctrica (CE) con una sonda multiparamétrica OAKTON PCS Testr 35. Se colectó aproximadamente 1 kg de sedimento superficial con una pala de metal en cada sitio de muestreo y se almacenó en bolsas de plástico. Las muestras de agua y sedimento se mantuvieron a 4°C para su posterior análisis químico de acuerdo con APHA (2001).

Análisis de laboratorio

Los sólidos suspendidos totales del agua (SST) se midieron mediante un método de pesaje. La muestra de agua se filtró con un filtro de 0,45 µm (filtros Whatman) y un sistema de filtración al vacío. Los filtros se lavaron con agua destilada para eliminar las sales y luego se secaron a 103-105 °C hasta peso constante. El peso seco de los filtros se pesó mediante una balanza analítica Mettler Toledo (error = 0,0001 g) y SST = peso inicial - peso final (APHA 2001).

Se usó una fracción de agua sin filtrar para determinar nitrógeno total del agua (NTa), fósforo total del agua (PTa) y calcio (Ca). NTA se determinó mediante digestión básica (Grasshoff et al. 2009) y evaluación de $N-NO_3^- + N-NO_2^-$ por reducción en columna de cadmio y diazotación (APHA 2001). Por otro lado, PTa se determinó colorimétricamente por digestión ácida y posterior evaluación del fósforo solubilizado por reducción del complejo fosfomolibdico con ácido ascórbico (Golterman et al. 1978). El Ca del agua se determinó por espectrometría de absorción atómica (APHA 2001). La clorofila a (Cla) se

determinó por extracción con acetona al 90% y mediante el uso de un espectrofotómetro (modelo Metrolab M-1700) con correcciones por interferencia de faeopigmentos (Phae) (APHA 2001).

Para los análisis de sedimento todas las muestras se secaron al horno a 60°C. Cada muestra se tamizó a través de una malla de 500 µm (Newark, ASTM No. 36 USA Tamices Standard en Series) para eliminar la fracción gruesa menos reactiva. Se realizaron los siguientes análisis químicos en la fracción restante: fósforo total de sedimento (PTs): se determinó a partir de una digestión con H₂SO₄ concentrado y peróxido de hidrógeno al 30% (H₂O₂) (Carter 1993). Después de la digestión, el contenido de fósforo se determinó de acuerdo con la metodología propuesta por Golterman et al. (1978). El nitrógeno total de sedimento (NTs) se determinó por el método micro Kjeldahl (4500 Norg C) (APHA 1995). La materia orgánica en sedimento (MO) se determinó por la pérdida de peso por ignición (LOI) a 550 ° C durante 4 h, a partir de la cual se estimó el carbono orgánico de sedimento (CO) utilizando el factor van Bemmelen [CO (%) = MO (%) / 1.724], que consideramos un modo razonable para aproximar el contenido de CO (Heaton et al. 2016).

Para analizar los nutrientes limitantes de los sitios del ecosistema, la comparación de los resultados de análisis de algas y las concentraciones de nutrientes químicos en los lagos ha sugerido que una relación másica N/P superior a 17 indica limitación de P, una relación inferior a 10 indica limitación de N y valores entre 10 y 17 indican que cualquiera de los nutrientes puede ser limitante (Ulén 1978; Forsberg y Ryding 1980; Hellström 1996). Las relaciones atómicas correspondientes son > 38, < 22 y 22-38, respectivamente (Ekholm 2008). Se utilizó la relación atómica NT/PT para inferir el nutriente limitante de los ecosistemas.

Se consideraron las relaciones C/N informadas por varios autores para inferir el origen de la materia orgánica. Relaciones C/N de 5 a 6 se informan en fitoplancton y zooplancton, que tienen proteínas, que son principalmente compuestos de nitrógeno (Bordowskiy 1965 a,b). La MO recién depositada, derivada principalmente de organismos planctónicos, tiene una relación C/N de 6 a 9 (Bordowskiy 1965a; Prahl et al. 1980; Biggs et al. 1983); Se encontró que la relación C/N derivada de algas estaba entre 4 y 10 (Meyers 1994). Esto es contrario a las relaciones C/N de 15 o superiores en plantas vasculares terrestres y sus derivados en sedimentos (Bordowskiy 1965b, Ertel y Hedges 1984; Ertel et al. 1986; Post et al. 1985; Hedges et al. 1986; Orem et al. 1991), más de 20 en materia orgánica terrestre (Meyers 1994) y aproximadamente 39.4 para materia derivada de macrófitos (Hedges et al. 1986). C/N (igual que N/P) se calculó sobre una base atómica.

Análisis de los datos

El análisis de correlación de Spearman se aplicó a las variables ambientales de a pares, para todos los sitios. Estas correlaciones de Spearman también se usaron junto con los análisis de ordenación exploratorios, para eliminar variables colineales. Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), con matriz de correlaciones, que habitualmente se usan para identificar los procesos relacionado con la columna de agua y los sedimentos (Betancourt y Suárez 2010; Labaut et al. 2018). En el ACP también se eliminaron las “variables débiles” o de poca contribución a la varianza de los datos (con línea que representa la variable, muy pequeña). Finalmente se seleccionó el análisis con mayor contribución a la varianza total en sus dos primeros ejes. Las diferencias ambientales entre los sitios invadidos y no invadidos, así como las diferencias entre tipos de ambiente (embalse vs. río), se analizaron mediante Análisis de la Varianza (ANOVA).

Resultados

Variables fisicoquímicas

La composición del sedimento de los sitios del río estuvo dominada por partículas de tamaño intermedio a alto (65-500 μm), como guijón en el sitio AR (52,5%) y bloque en el sitio FN (40,0%). En los sitios de embalses, los porcentajes de ALA registraron más del 50% de la composición total del tamaño de partícula del sedimento.

Solo algunas variables mostraron diferencias significativas entre tipos de ambientes (río vs. embalse) y entre presencia/ausencia de *C. fluminea* (invadidos vs. no invadidos), que se indicaron con el estadístico F y el valor p. Los valores de pH fueron ligeramente más altos en sitios de embalse respecto a los sitios de río, con las mayores variaciones estacionales (desviación estándar) en los sitios no invadidos FN y PL (Tabla 2.1). La conductividad eléctrica (CE) fue aproximadamente 19 y 12% más alta en sitios invadidos (río AR y embalse RM respectivamente) respecto a los sitios homólogos no invadidos (río FN y embalse PL), pero estadísticamente esta diferencia solo fue significativa para sitios de río (AR vs. FN) (ANOVA $F= 14,42$ $p= 0,0090$). También los sitios invadidos AR y RM mostraron de 8 y 4 veces mayor variabilidad en la CE que los sitios no invadidos FN y PL, respectivamente, de acuerdo a los valores de DE. El mismo patrón de valores de CE se observó para sólidos suspendidos totales (SST). El oxígeno disuelto (DO) tuvo valores entre 10,34 y 10,90 mg L^{-1} .

Tabla 2.1 Media aritmética (estaciones) y desviación estándar (DE) de variables físicas, químicas e hidrológicas de los sitios de muestreo de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueiras: FN) y embalse (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL) a lo largo del río Limay. pH: potencial de hidrógeno, CE: conductividad eléctrica, T: temperatura, OD: oxígeno disuelto, Sat %: porcentaje de saturación de oxígeno, PTa: fósforo total del agua; NTa: nitrógeno total del agua, Ca: calcio en agua, SST: sólidos suspendidos totales, Cla: clorofila a, PTs: fósforo total del sedimento, NTs: nitrógeno total del sedimento, CTs: carbono total del sedimento, MO: materia orgánica, ALA: arena-limo-arcilla, CV: coeficiente de variación, f: fluvial, na: niveles de agua.

	AR		FN		RM		PL	
	Media	DE	Media	DE	Media	DE	Media	DE
pH	8,04	0,28	7,57	0,54	8,13	0,17	8,35	0,56
CE ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	87,23	8,48	71,00	1,01	87,95	13,78	77,28	3,46
T ($^{\circ}\text{C}$)	15,50	5,29	13,80	3,26	14,05	5,82	12,23	3,71
OD (mg L^{-1})	10,59	1,25	10,34	0,90	10,78	1,21	10,90	0,66
Sat %	103,35	7,16	100,20	4,83	101,68	4,95	104,23	3,09
PTa ($\mu\text{g L}^{-1}$)	21,75	4,79	14,63	4,78	27,00	11,43	24,00	8,29
NTa ($\mu\text{g L}^{-1}$)	93,25	22,65	63,50	10,15	86,50	8,58	96,50	42,50
Ca (mg L^{-1})	8,93	1,92	5,95	2,17	10,05	3,24	6,15	1,05
SST (mg L^{-1})	5,73	1,89	2,65	5,02	17,68	14,93	4,90	1,61
Cl _a ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0,70	0,07	0,58	0,07	0,82	0,09	0,97	0,29
PTs ($\text{mg g}^{-1} \text{ dw}$)	0,43	0,10	0,60	0,04	0,36	0,06	0,83	0,23
NTs ($\text{mg g}^{-1} \text{ dw}$)	0,14	0,09	0,14	0,05	0,14	0,08	0,27	0,15
CTs ($\text{mg g}^{-1}; \text{ dw}$)	18,13	25,96	16,25	15,42	19,83	15,82	32,92	37,28
MO ($\text{mg g}^{-1}; \text{ dw}$)	82,50	23,47	74,50	78,33	95,00	43,85	90,83	47,79
Bloque (%)	13,75	4,79	40,00	30,92	7,50	2,89	10,00	4,08
Guijón (%)	52,50	11,90	32,50	8,54	16,25	9,46	22,50	6,45
Grava (%)	27,50	6,45	17,50	16,52	22,50	2,89	2,50	5,00
ALA (%)	6,25	4,79	10,00	9,46	53,75	9,46	65,00	10,80
CV _f / CV _{na}	$4,66 \cdot 10^{-2}$	$7,28 \cdot 10^{-2}$	$3,71 \cdot 10^{-1}$	$1,10 \cdot 10^{-1}$	$6,01 \cdot 10^{-4}$	$4,08 \cdot 10^{-4}$	$6,10 \cdot 10^{-4}$	$2,55 \cdot 10^{-4}$

PTa fue mayor en embalses (RM y PL) respecto a sitios de río (AR y FN). El embalse RM presentó la mayor variabilidad (DE) de este nutriente entre estaciones. El sitio FN sitio tuvo los valores más bajos de nutrientes en el agua (PTa y NTa) y clorofila a (Tabla 2.1). Por otro lado, el sitio PL tuvo las mayores concentraciones de NTa que los otros sitios, con una alta variabilidad estacional (DE). La concentración de clorofila a (Cl_a) registró los valores más altos en los sitios de embalse, y significativamente más altos (alrededor del 17%) en el sitio invadido de río (AR) respecto a su homólogo no invadido (FN) (ANOVA; ríos F = 8,42 p = 0,0272). Las relaciones atómicas NT/PT de todos los sitios y estaciones fueron inferiores a 16.

Tabla 2.2. Correlaciones de Spearman entre las variables ambientales de todos los sitios.

Resumen	
DO	T (r= -0,87, p< 0,0001), PTa (r= 0,62, p= 0,011), Ca (r= 0,65, p= 0,006)

pH	Cl_a (r= 0,60, p= 0,021)
CE	PT_a (r= 0,59, p= 0,016), Ca (r= 0,70, p= 0,003)
PT _a	Ca (r= 0,66, p= 0,006)
NT _a	Cl_a (r= 0,58, p= 0,018)
Ca	PT_s (r= -0,59, p= 0,017)
NT _s	CT_s (r= 0,64, p= 0,008)
Bloque	T (r= 0,53, p= 0,034)
Guijón	Cl_a (r= -0,69, p=0,003), ALA (r= -0,78, p= 0,0004)
Grava	NT_s (r= -0,55, p= 0,027)
ALA	Cl_a (r= 0,61, p= 0,013)

Respecto al fósforo en los sedimentos (Tabla 2.1), PT_s fue significativamente mayor en sitios no invadidos (FN y PL) respecto a los sitios invadidos (AR y RM) (ANOVA; ríos F= 10,17; p= 0,0188; embalses F= 15,43; p= 0,0077). El contenido de calcio en agua (Ca) presentó un patrón opuesto al de PT_s, con valores más altos en los sitios invadidos (AR y RM) respecto a los sitios no invadidos (FN y PL) (ANOVA; ríos F= 6,79; p= 0,0404; embalses F= 5,26; p= 0,0617). El sitio PL tuvo los valores más altos de PT_s, también con la variabilidad estacional (DE) más alta. El NT_s presentó valores similares en los sitios AR, FN y PM, pero en el sitio PL el NT_s alcanzó los 0,27 mg/g; dw, casi el doble de los valores medios de NT_s registrados en otros sitios. CT_s también registró valores similares en todos los sitios, excepto en el sitio PL. Sin embargo, MO no tuvo diferencias significativas entre los sitios (río/embalse o invadido/no invadido).

El pH se correlacionó con Cl_a (Tabla 2.2). El contenido de Ca del agua se correlacionó con la CE y el PT_a, y negativamente con el PT_s. El OD también se correlacionó positivamente con PT_a y Ca, y se correlacionó negativamente con la temperatura. El NT_a se correlacionó con Cl_a, y el NT_s se correlacionó con CT_s.

Análisis de Componentes Principales

Las ocho variables pH, CE, SST, T, OD, MO, bloque y ALA (arcilla + limo + arena) fueron excluidas del análisis de componentes principales (ACP), debido a que se correlacionaron (correlación por rangos de Spearman) y mostraron colinealidad o fueron “variables débiles”. Por ejemplo, pH correlacionó positivamente con clorofila a; CE con SST y Ca y bloque con T. Otras variables correlacionaron negativamente como T con DO, y ALA con guijón. La variable MO también fue eliminada porque mostró poca contribución (línea que representa la variable, muy pequeña) al ACP (Figura 2.2).

Los primeros dos ejes del ACP, explicaron el 64,4 % de la varianza total. El eje 1 se caracterizó por un gradiente granulométrico y de nutrientes del sedimento y contenido de carbono orgánico, con altas contribuciones positivas de PTs, NTs y CO y también la concentración de clorofila a (correlacionada positivamente con el menor tamaño de partícula de sustrato: ALA). Este eje estuvo correlacionado negativamente con un tamaño de sustrato intermedio (alta contribución de guijón y grava) y explicó el 37,8% de la varianza. El eje 2, por otro lado, explicó el 26,6% de la varianza, y sugirió que el siguiente componente de la variación está relacionado positivamente con el gradiente trófico del agua y el contenido de Ca (correlacionada positivamente con CE).

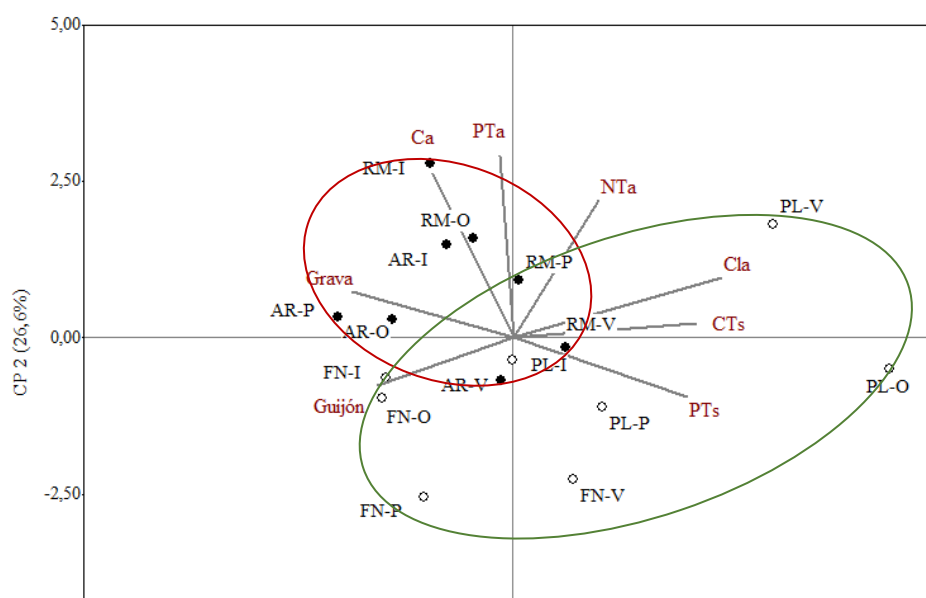


Figura 2.2. Análisis de Componentes Principales de variables físico-químicas del agua y los sedimentos de sitios de ríos y embalses del río Limay. Los círculos negros y blancos representan los sitios invadidos (elipse roja) y no invadidos (elipse gris), respectivamente y las líneas negras representan cada variable ambiental que apunta en la dirección de su cambio máximo. Las elipses fueron definidas por la tesista, más que por una distinción estadística. Sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueiras: FN) y embalses (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL) PTa: fósforo total del agua; NTa: nitrógeno total del agua, Ca: calcio en agua, Cla: clorofila a, PTs: fósforo total del sedimento, CTs: carbono total del sedimento, sustratos: grava (2-64 mm), guijón (65-256 mm). V: verano, O: otoño, I: invierno y P: primavera. Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I.

El gradiente granulométrico separó los sitios de embalse, principalmente PA, con alto contenido de porcentaje de partículas del sustrato de menor tamaño (ALA, correlacionada positivamente con Cla), de los sitios de ríos que tuvieron valores más altos de tamaño de sustrato intermedio como guijón y grava. El alto contenido de nitrógeno y carbono total del sedimento también agrupó principalmente todas las estaciones del sitio de embalse/no invadido (PL). La abundancia de fósforo del agua (PTa) y el alto contenido de Ca (correlacionado con la conductividad), pero el bajo fósforo del sedimento (PTs), sin embargo, distinguieron los sitios invadidos (AR y RM) de los no invadidos (FN y PL) según el ACP.

Los datos primarios de este Capítulo 2 se pueden consultar en los enlaces del Anexo 2.

Discusión

Los efectos de *Corbicula fluminea* sobre determinadas características físico-químicas del agua y los sedimentos de los ambientes invadidos pueden ser variables, e incluso inversos, dependiendo de las propias características ambientales de los sitios, como se expuso en

la sección Introducción de este capítulo. Es importante conocerlas para explicar los efectos resultantes de la invasión en cada tipo de ambiente.

En general el pH de la mayoría de los ríos y lagos oscila entre 6 y 9 (Likens 2010), por lo que una de las características más importantes de los sitios fueron sus relativamente altos valores de pH. Los valores medios registrados (algunos $\text{pH} > 8$) fueron superiores a los valores registrados para lagos y arroyos de la Patagonia Andina (Pedrozo et al. 1993), pero similares a los valores embalses de la Meseta de la Patagonia (Díaz et al. 2007). Estos autores observaron una tendencia de oeste a este a un ligero aumento del pH en los ecosistemas acuáticos en la Patagonia. Esto se debe a que los lagos andinos de origen glaciar, generalmente están diluidos, respecto a mayor cantidad de solutos (gradiente hacia el este de salinidad creciente) está bien representado por los embalses de meseta (Díaz et al. 2007).

Como los suelos de la estepa patagónica son típicamente alcalinos con alto contenido de sal y el equilibrio hidrológico es negativo, con una precipitación anual de 150 mm/año, dominan los procesos de salinización (Díaz et al. 2007), principalmente vinculados al contenido alcalino de cuenca. La química del agua superficial por tanto está más influenciada por la roca de la cuenca ("dominio de la roca", en la terminología de Gibbs (1970), en la meseta, en los que los procesos de cristalización evaporativa son dominantes.

Por estas razones, los ríos y embalses del río Limay tienen aguas bicarbonatadas cálcicas (Cushing et al. 2006). Estas características les confieren estabilidad ácido-base. Por ejemplo, los arroyos cálcicos, tamponados por bicarbonato, previenen grandes cambios en sus valores de pH, que podrían provocar la acidificación o la fotosíntesis (Dawson et al. 1981; House 1984; House et al. 1989), y también los lagos de agua dura alcalinos comúnmente están fuertemente protegidos a valores de $\text{pH} > 8$ (Wetzel 2001).

En todos los sitios estudiados, la correlación entre la conductividad eléctrica (CE) y el calcio (Ca) demuestra la influencia del Ca como ión mayoritario en la conductividad eléctrica de las aguas de la región. La CE de aguas de lagos y ríos, comúnmente bicarbonatadas, es directamente proporcional a las concentraciones de los iones mayoritarios (Juday y Birge 1933; Rodhe 1949) como el Ca.

Particularmente en los lagos, ríos y arroyos andino-patagónicos es habitual la importancia de los principales cationes (principalmente calcio) respecto a la conductividad. Incluso en esta región, en dirección oeste-este (en el sentido Cordillera a Meseta, por ejemplo:

PL→FN→RM→AR), los ríos se vuelven más concentrados y aumenta el dominio del Ca sobre la conductividad (Pedrozo et al. 1993). Por lo tanto, en estos tipos de ecosistemas, una vez que se conocen las concentraciones de los principales iones, principalmente Ca, los cambios en la conductividad eléctrica reflejan cambios proporcionales en las concentraciones iónicas (Otsuki y Wetzel 1974).

Respecto a las concentraciones de Ca, a pesar de las aguas bicarbonatadas cálcicas típicas de la región, la mayoría de los valores de concentraciones de Ca clasificaron el agua como pobre en calcio (<10 mg Ca/L) (Wetzel 2001). Solo el sitio de embalse RM mostró una concentración media de Ca muy cerca de ese límite (10,05 mg L⁻¹). Aunque predominan el calcio y bicarbonato como iones mayoritarios, las concentraciones de todos los iones en general son bajas en todos los sitios muestreados de la región.

La mayor parte del calcio (≈80 %) depositado en el caparazón de los bivalvos se absorbe activamente del agua (Van Der Borght y Van Puymbroeck 1966). La cristalización elimina los iones de calcio de los fluidos y la reacción procede a agregar nuevas capas de caparazón (Hincks y Mackie 1997). En los bivalvos unióndidos, por ejemplo, el proceso ocurre por la toma de calcio de pequeñas concreciones de Ca-P granulares depositadas en sus tejidos (Pynnönen et al. 1987; Silverman 1988; Byrne y Vesik 1996, 2000; Pekkarinen y Valovirta 1997; Vesik y Byrne 1999), acumulados como fosfatos relativamente insolubles tales como ortofosfato, pirofosfato o una mezcla de estos dos aniones (Jeffrey et al. 1993; Mason y Jenkins 1995; Langston et al. 1998). Aunque en *C. fluminea* también se han observado gránulos de Ca-P (Simon et al. 2011), aún no se ha informado si actúan como suministro de Ca, y por lo tanto si la fracción residual de P lábil se excreta.

Además, experimentalmente, los individuos de *Corbicula* a una concentración de Ca más baja que la requerida, muestran una tasa de crecimiento negativa respecto al largo de sus valvas, y significativamente menor que la de aquellos mantenidos a concentraciones intermedias y altas de Ca (Ferreira-Rodríguez et al. 2017), lo que podría deberse a la reabsorción de la cubierta de algunos bivalvos en un medio limitado de Ca (Hincks y Mackie 1997). Las concentraciones bajas de Ca disminuyen la tasa de crecimiento de *C. fluminea* y, por lo tanto, podrían afectar negativamente su supervivencia y el éxito de la invasión en cuencas de agua dulce con estas características (Ferreira-Rodríguez et al. 2017). Debido a esto, estos autores recomendaron la implementación medidas regulatorias en cuencas de agua dulce, con el fin de reducir/evitar la invasión de *C. fluminea* mediante la limitación de los aportes antropogénicos de Ca.

En general, existen muy pocos grupos de animales de agua dulce en los que la distribución de algunas especies no se ha relacionado con la concentración de Ca (cf. Macan 1961). En particular, los moluscos y otros grupos son clasificables en especies de agua dura ($> 20 \text{ mg Ca/L}$), y aquellos que pueden tolerar menos de esta concentración (Wetzel 2001). Para *C. fluminea* se han reportado concentraciones mínimas necesarias de Ca para la ocurrencia de esta especie de 3 mg L^{-1} (Karatayev et al. 2007b), e incluso menores en el río Pavía, en Portugal, con valores entre 0.86 y 1.32 mg L^{-1} (Sousa et al. 2013).

En comparación con América del Norte, Europa, África y Asia, las aguas de los ríos de Australia y América del Sur tienen las concentraciones medias de calcio más bajas (Wetzel 1975) respecto al requerimiento mínimo de calcio de *C. fluminea* reportado por Karatayev et al. (2007b). La baja concentración de calcio ambiental puede actuar como una limitación del factor en el éxito de la invasión de *C. fluminea* en ambientes de agua dulce (Ferreira-Rodríguez et al. 2017), lo que podría limitar el avance de esta especie en esta región sur, “pobre en Ca”. Sin embargo, se ha registrado un relativo éxito invasivo, con altas densidades en comparación con los bivalvos nativos: aproximadamente 1.200 ind m^{-2} en el Río de la Plata (Darrigran 1991), o entre 4.000 y más de 5.000 ind m^{-2} en Río Grande do Sul, Brasil (Dreher-Mansur y Garces 1988; Dreher-Mansur et al. 1994), pero no se reportaron las concentraciones de Ca en agua, en estos casos. También, en los ríos Limay y Negro, aunque con densidades menores que las anteriores, se han reportado valores entre 700 (presente estudio) y 500 ind m^{-2} (Molina et al. 2015), respectivamente.

Los valores registrados de Ca en agua de los sitios de muestreo de este estudio, fueron mayores en los sitios invadidos (AR y RM) respecto a los no invadidos (FN y PL). También se constató la relación de esta variable con *C. fluminea* mediante el Análisis de Componentes Principales, en el que se observó a la variable Ca orientada en dirección a los sitios invadidos.

En general, la actividad de los bivalvos afecta las tasas de flujo de solutos a través de la interfaz sedimento-agua. Por ejemplo, los uniónidos mejoran la liberación de nitrato y cloruro, pero inhiben la liberación de carbonato de calcio de los sedimentos (Matisoff et al. 1985). Sin embargo, los resultados de mayores valores de Ca en agua de los sitios invadidos contradicen lo esperado en este caso, ¿cómo pueden explicarse, y qué papel desempeña *C. fluminea*?

Una explicación a la pregunta del párrafo anterior, está relacionada con la influencia biogeoquímica del fósforo en el ciclo del calcio (Margalef 1983), las características limnológicas del ambiente acuático de la región, y la influencia de *C. fluminea* sobre

ambos elementos. El fosfato de calcio, una sal insoluble, precipita a valores de pH ligeramente alcalinos (Ferguson et al. 1973), como los de estos sitios, por lo que se esperaría que el fosfato de calcio sea una sal común en los sedimentos de estos ecosistemas. Este proceso puede representarse aproximadamente como la precipitación de hidroxiapatita:



Es decir, los contenidos de Ca-P son fuertemente retenidos en sedimentos con valores de pH superior a 7, (sitios Limay pH >8) que indica que Ca y P (como Ca unido al P) solo se liberan a pH más bajos (Huang et al. 2005). En las condiciones registradas de los sitios de Limay (pH relativamente alto), se esperaría que las sales de Ca-P se mantengan formando parte del sedimento, excepto por alguna acción perturbadora (por ejemplo, acción del viento, arrastre, bioturbación) que resuspenda estas sales.

En resumen, los valores significativamente más altos de Ca en agua en los sitios invadidos (río AR y embalse RM), sumados a la correlación positiva entre Ca y P_{Ta} y la correlación negativa entre Ca y P_{Ts}, los valores de P_{Ts} significativamente más bajos del sitio de río invadido (AR) y los resultados del ACP (con las variables P_{Ta} y Ca apuntando a los sitios invadidos y la variable P_{Ts} opuesta a estos), indican que el Ca y el P se liberan del sedimento como sales de Ca-P, (no como carbonato de calcio). Este proceso podría ocurrir principalmente en los sitios invadidos provocado por la acción bioturbadora de *C. fluminea* en los sedimentos (Figura 2.3). Se han sugerido varios mecanismos mediante los cuales la biota del fondo resuspende los sedimentos. Especialmente los bivalvos pueden desestabilizar la cohesividad del sedimento durante las actividades de alimentación (pedal) y locomoción (como el enterramiento), con lo que lo resuspenden mecánicamente. También, durante la alimentación, una mezcla de sedimento acuoso y pseudoheces puede ser inyectada al agua suprayacente (Davis 1993).

Esto podría explicar la relación negativa de *Corbicula fluminea* con el Ca y el P de los sedimentos, encontrada en el lago Seminole (EUA) (grande y poco profundo) que en ese estudio se atribuyó solamente a bioasimilación pedal de P por este bivalvo, y no se explicó el papel del Ca y la razón de su disminución en sedimentos en presencia de *Corbicula* (Patrick et al. 2017). [La alimentación pedal se describió como el transporte de partículas sedimentadas a sus palpos labiales mediante tractos ciliares en el pie (en Way et al. 1990)]. Esta resuspensión de sales de Ca-P por la acción bioturbadora de *C. fluminea*, podría ser una fuente interna importante de Ca en aguas Ca-pobres, y una forma de

resolver los requisitos de Ca de estos bivalvos invasores mediante filtración del agua con estas sales.

Faltaría dilucidar si *C. fluminea* puede extraer el Ca de los gránulos de Ca-P observados en tejidos de la especie (Simon et al. 2011), como sí ocurre en los unioides en los que también se han observado estos gránulos (Pynninen et al. 1987; Silverman 1988; Byrne y Vesik 1996, 2000; Pekkarinen y Valovirta 1997; Vesik y Byrne 1999). Este proceso de bioturbación con la consecuente resuspensión de sales Ca-P, al aumentar las concentraciones de Ca en agua, podría funcionar como una estrategia ecológica de la especie para el aumento de las oportunidades de la invasión de acuerdo con sus requisitos de Ca, en sitios pobres en Ca.

En los ambientes no invadidos por *C. fluminea* en cambio, estas sales insolubles de Ca y P, se quedan fuertemente retenidas en el sedimento, por el carácter ligeramente alcalino de los sistemas de la región. También es importante dilucidar cuál es la influencia de la resuspensión asociada de fósforo, sobre el ambiente (ej. lagos patagónicos), en los que el control del P en sedimentos con muy bajo Ca, se ha atribuido al Fe y la materia orgánica fundamentalmente (Temporetti et al. 1991; Temporetti 1998).

La influencia de *Corbicula fluminea* sobre el ciclo del P, se ha atribuido principalmente a sus actividades filtradoras, y el movimiento de materiales (agregados a los sedimentos o bioacumulados en la biomasa) en dirección pelágica a bentónica. Esta vía para el traslado de P y otros elementos, se ha considerado como un factor potencial causal del agua extremadamente clara del lago Seminole (Patrick et al. 2017), por la influencia negativa resultante en la productividad primaria.

Estos autores, además, encontraron influencia de *C. fluminea* sobre las concentraciones de P de sedimento, al concentrar esta especie cantidades significativamente mayores de este elemento que los sedimentos circundantes [por alimentación pedal (Aldridge y McMahon 1978; McMahon 1999)], y demostrada a través de un análisis de tejidos de todo el cuerpo. Como se mencionó anteriormente, estos efectos de *Corbicula* sobre el sedimento, podrían coincidir con los valores significativamente más bajos de PTs encontrados en los sitios invadidos de este estudio, y similar a los resultados de Patrick et al. (2017). Sin embargo, no serían esperables los valores más altos de P_{Ta} en sitios invadidos (AR y RM) respecto a los no invadidos (FN y PL), si el efecto de esta especie invasora sobre la disminución del P de los sedimentos, se debieran exclusivamente a una asimilación/incorporación de este elemento en sus tejidos. Por lo que, como se explicó, *Corbicula*, además de las funciones de extraer fósforo del sedimento e incorporarlo a sus

tejidos, principalmente lo remueve del sedimento y lo exporta a la columna de agua, en forma de sales de Ca-P, mediante bioturbación (Figura 2.3).

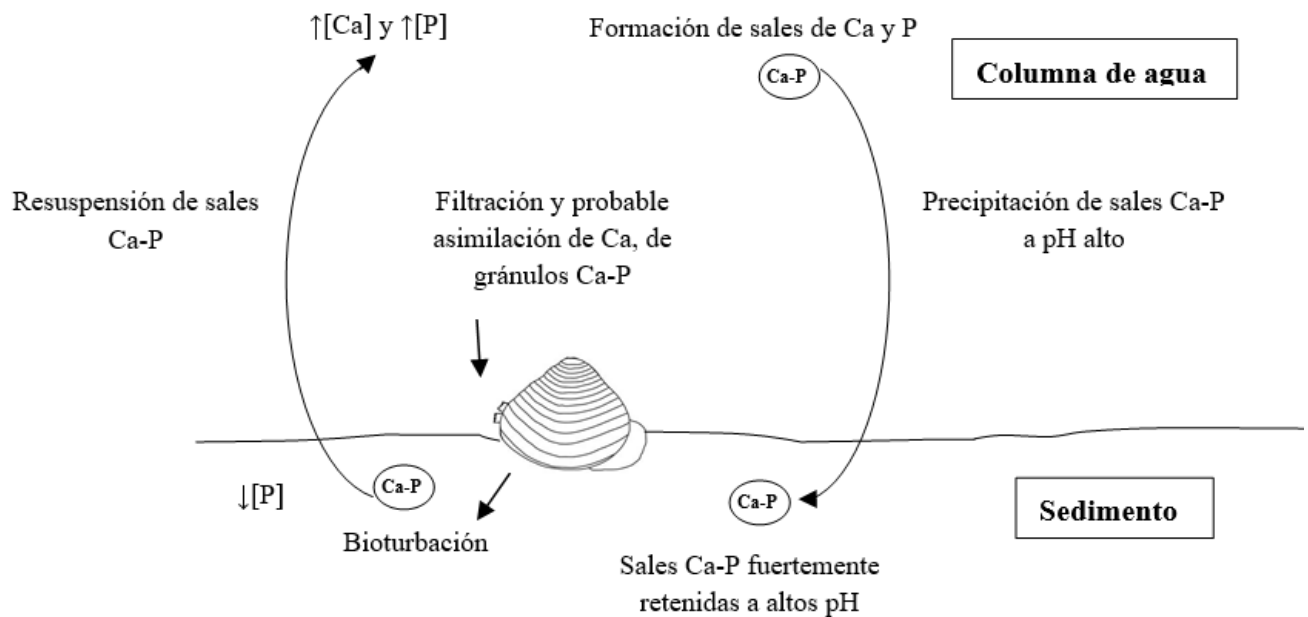


Figura 2.3 Efecto de la bioturbación de *Corbicula fluminea* sobre los ciclos de calcio y fósforo.

Este efecto de la especie sobre el ciclo del P, puede ser importante debido a que la dinámica de este elemento es particular en los sistemas de lagos y embalses de la Patagonia. Por ejemplo, en el embalse de Piedra del Águila (un embalse aún no invadido), la concentración de P del agua no está correlacionada con el aporte externo de este nutriente, ya que la fracción de partículas sedimenta en la parte posterior del embalse, y no hay disolución de las fracciones lábiles de P en la columna de agua (Labollita y Pedrozo 1997). Una entrada interna de P desde los sedimentos en caso de invasión por la bioturbación de *C. fluminea* podría alterar la dinámica de sistemas de la región. Además, considerando la clasificación de Reynolds (2006), el embalse y los lagos de los ríos Limay en la Patagonia podrían ser particularmente sensibles a las cargas de P, como el causado por un aporte interno debido a la bioturbación de *Corbicula*. Este autor considera especialmente sensibles a los sistemas con bajos contenidos de fósforo y relativamente cortos tiempos de retención hidráulica, como los que caracterizan los embalses del Limay (Quirós y Drago 1999; Díaz et al. 2007; AIC 2016).

La cantidad de P presente en un cuerpo de agua depende no solo de la carga externa de fósforo, sino también de su liberación y retención en los sedimentos (Wetzel 2001). La

recirculación de elementos de los sedimentos a la columna de agua se vuelve muy importante cuando se trata de nutrientes esenciales como P y N (Håkanson y Jansson 1983), y es un proceso que depende de las características del cuerpo de agua como: morfológicas (profundidad media), físicas (estratificación térmica), químicas (oxígeno disuelto, potencial redox) y biológicas (bioturbación).

Un incremento de P en el cuerpo de agua, por aporte interno mediado por la bioturbación de *C. fluminea*, podría causar aumento de la productividad primaria, con posterior eutrofización (Kisand 2005; Hsieh et al. 2006), un fenómeno que origina impactos negativos en los ecosistemas (Wetzel 2001; Bai et al. 2009). Las concentraciones de P han sido muy usadas en el seguimiento de la eutrofización de aguas dulces, sin embargo, la fracción de P realmente biodisponible para apoyar el crecimiento de algas varía espacialmente (dentro de un sistema), estacionalmente, y entre los sistemas de forma significativa (Dijkstra et al. 2020).

Por ejemplo, respecto al P, son importantes algunos aspectos geológicos particulares de la región relacionados con su dinámica, y las consecuencias de este efecto bioturbador (con aporte interno de P), podría ser variable a lo largo del gradiente este-oeste. Esto se debe a que, hacia el este, con el aumento de la aridez, los suelos molisoles y los aridisoles se vuelven dominantes en la meseta de la Patagonia (Del Valle 1998). Los molisoles tienen concentraciones de PT más bajas, pero P extraíble (P disponible en el suelo) más alto, respecto a los andisoles (oeste) con PT más alto, pero P extraíble más bajo (Mazzarino et al. 1998). Esto es debido a la capacidad de retención de P siete veces menor del primer tipo de suelo, respecto al segundo. Estas propiedades variables de retención de P por los suelos son importantes, debido a que las concentraciones de PT en los lagos andinos se han relacionado con la alta retención de P de los suelos predominantes en la región (Baigún et al. 2006).

Además, los lagos patagónicos, que también se caracterizan por la pobreza de fósforo biodisponible que proporciona la capacidad adicional de soportar las cianobacterias fijadoras de nitrógeno y los medios para eludir la limitación típica de nitrógeno de la región (Díaz et al. 2007). Existen registros de otros bivalvos invasores, como *Dreissena polymorpha* en el hemisferio norte, que parecen aumentar la biomasa de fitoplancton en ambientes con bajo contenido de P, específicamente la biomasa de cianobacterias (Raikow et al. 2004; Sarnelle et al. 2005; Knoll et al. 2008), probablemente debido al aporte de P.

Sin embargo, el P_{Ta} no se correlacionó con C_{la} en los sitios de muestreo del río Limay. Fue el nitrógeno, el nutriente limitante de acuerdo a los valores de la relación NT/PT en todos los sitios. Por todo ello, *C. fluminea*, no parece tener un efecto en la productividad primaria de la región, por lo menos por su efecto sobre el P a través de esta función de resuspensión de P. Es probable que no sea liberado en forma biodisponible para las microalgas, o que el nitrógeno, como se mencionó anteriormente, y coincidente con los resultados de este estudio, sea el conductor determinante de la productividad primaria, independientemente de los valores de P.

A pesar de esto, la fuerte tendencia de los bajos niveles de biomasa de fitoplancton dentro de la capacidad de soporte del fósforo biodisponible en estos sistemas del río Limay limitados por nitrógeno (Díaz et al. 2007), sustenta la importancia del manejo y evaluación de este nutriente en estos ecosistemas. El impacto de la invasión sobre la resuspensión de P, podría tener consecuencias distintas, en relación a la dinámica de nutrientes.

De todos modos, en varios ecosistemas acuáticos de la región andino-patagónica también es el N el señalado como el nutriente restrictivo de la capacidad productiva en cuatro de los embalses del río Limay, excepto en verano y especialmente en el embalse RM, cuando el suministro de fósforo biológicamente disponible se vuelve crítico para la capacidad de soporte (Díaz et al. 2007). Por ello, salvo en pocas excepciones, el efecto de *C. fluminea* sobre el P, no tendría mayores impactos sobre la productividad primaria de la región. Incluso, también debido a las bajas densidades a las que parecen llegar las poblaciones en la región.

Por otro lado, aunque los bivalvos filtradores, como *C. fluminea* contribuyen a la transferencia eficiente del nitrógeno en los ecosistemas, desde y a través de la columna de agua, por absorción de nitrógeno orgánico y la excreción de amonio y/o amoníaco (Bayne y Scullard 1977; Petersen et al. 2019), tampoco se encontró una relación entre *Corbicula* y N (concentraciones de N_{Ta} ni N_{Ts}), que pudiera afectar por esta vía a la productividad primaria. Esto podría estar relacionado con los valores de CT/NT de los sedimentos superiores a 20 en todos los sitios y estaciones, que indican un origen alóctono de la materia orgánica (derivada de plantas vasculares terrestres) (Meyer y Lallier-Vergès 1999), y por la correlación de CT y NT, que sugieren también un origen alóctono de este nutriente (Labaut et al. 2018).

La falta de relación entre la presencia de *C. fluminea* y N, C y MO, de acuerdo a los análisis ANOVA, las correlaciones y el ACP, está relacionada con este origen de estos

componentes. La materia orgánica (MO) derivada del material vegetal vascular (origen terrestre) tiene relaciones $C/N > 20$ que puede distinguirse de la biomasa de algas (origen acuático) del propio sistema (C/N de 8 a 10) (Meyers y Teranes 2002). Por lo tanto, a pesar de la influencia conocida de *C. fluminea* sobre el ciclo del N (Asmus y Asmus 1991), el carbono (Brown y Hershey 2019) y la materia orgánica (Hakenkamp y Palmer 1999), se podría considerar que esta influencia principalmente externa de la cuenca sobre las concentraciones de N, C y MO, predominan sobre los efectos que podría tener *C. fluminea* sobre estos componentes de los ecosistemas.

Con relación a esta MO, también puede señalarse su baja biodisponibilidad respecto a la materia orgánica autóctona (Wetzel 1984; Hein et al. 2003), para los organismos que la consumen, como los filtradores. Sin embargo, sobre *C. fluminea* en algunos estudios se ha indicado que depende de la mezcla de MO autóctona y alóctona, incluida la MO terrestre (Dias et al. 2016), y que la adaptación a fuentes alimentarias de menor calidad (por ejemplo: material terrestre) es un factor adicional que explica su éxito invasivo (Dias et al. 2014).

Con relación a los efectos directos de *C. fluminea* sobre la productividad primaria por sus actividades filtradoras, estos son por lo general, negativos. Algunos ejemplos se han registrado en ambientes fluviales (Leff et al. 1990), y lagos (Beaver et al. 1991). Beaver et al. (1991) registraron una reducción notable de la concentración de clorofila *a* en solo 7 días en un lago hipereutrófico de Florida.

McMahon (2002) estableció que *C. fluminea* tiene algunas de las tasas más altas de filtración y asimilación entre los bivalvos de agua dulce. El papel de *C. fluminea* en los embalses poco profundos podría ser muy importantes no solo para los ecosistemas acuáticos sino también para los ecosistemas terrestres al filtrar una porción significativa de la columna de agua (Patrick et al. 2017). Como resultado, *C. fluminea* posiblemente contribuya a mantener la claridad de la columna de agua y sirva como un biofiltro, influyendo así también en los ecosistemas acuáticos aguas abajo (Patrick et al. 2017).

Las tasas de filtración pueden variar intra e interanualmente (Viergutz et al. 2012), en función de numerosos factores, incluyendo: temperatura, metales disueltos, la disponibilidad de alimentos, la abundancia de fitoplancton, ciclos reproductivos, y la turbidez (Way et al. 1988; Pigneur et al. 2014a). Este patrón multi-causal de filtración descrito, sumado a los efectos positivos observados para *C. fluminea* en la concentración de clorofila en aguas oligotróficos, por su efecto sobre los nutrientes, permiten considerar

que *Corbicula* podría tener efectos negativos (filtración) o positivos (aporte de nutrientes) en la productividad primaria dependiendo de estado trófico del sistema.

En particular, al tener en cuenta los valores de *Cla* en el embalse invadido RM (*Cla* media: 0,82 µg/L), considerado como eutrófico, estos son cinco veces menores, respecto a los valores registrados entre 1985-1986 en este mismo embalse (*Cla* media: 2,13-2,82 µg/L) (Puig 1992). Esta disminución de *Cla* en los últimos años (*Cla* media: 1,4 µg/l de 1994 a 2016) también fue señalada por la Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas de la región (AIC 2016). El primer registro de la especie para el río Limay data de 1999 en la confluencia de los ríos Limay y Traful (Colección MLP 1999, ID 8030), pero se desconoce con exactitud la fecha de asentamiento de las poblaciones en los sitios estudiados.

Los valores altos de *Cla* en el embalse no invadido PL, estuvieron probablemente influenciados por la entrada residual antropogénica de NTa (los más altos valores de todos los sitios), lo que aumenta el estado trófico en este sitio no invadido. El arroyo Sañico desemboca en el brazo del embalse de PL, en el que se encuentra el sitio de muestreo de PL, cerca también del Camping Perilago, uno de los sitios de pesca más atractivos de la provincia de Neuquén. Este embalse en general, presenta valores más bajos de NT y PT del agua, y *Cla* con medias de 72 (2016), 17,5 y 1,1 mg L⁻¹ (1999 a 2015), respectivamente en puntos de muestreo ubicados al centro del embalse (AIC 2016). Una invasión de *C. fluminea* en estos sitios con niveles de eutrofia podría tener efectos similares que los registrados en el embalse eutrófico RM, con una resultante disminución de los niveles de clorofila.

Para el caso del sitio invadido de río AR, no hay registros de datos históricos como para analizar un cambio en el tiempo de la productividad primaria por efecto de la filtración de *C. fluminea* en esta localidad. Los mayores valores de *Cla* (correlacionada con NTa) en AR respecto a FN (río, no invadido), se deben principalmente a los aportes urbanos de NTa que recibe AR, por estar ubicado cerca del poblado Arroyito, a diferencia del sitio FN, ubicado cerca de zonas de chacras con poco desarrollo agrícola. A pesar de la influencia externa sobre la concentración de *Cla*, es probable también que *C. fluminea* no tenga los mismos efectos negativos sobre la productividad primaria (disminución de *Cla*), como los que tiene en sitios eutrofizados (ej. lagos eutróficos e hipereutróficos de Florida, y también probablemente el embalse RM). Esto puede deberse a que, por más *C. fluminea* sea un poderoso filtrador, a bajas densidades el efecto directo negativo sobre la *Cla* por

consumo del plancton, puede ser menor que el registrado para estos otros sitios con altas densidades de la especie.

En general, la *Chl a* fue mayor en los sitios de embalses respecto a los sitios de río, lo cual es esperable, debido a que la productividad primaria de los ríos generalmente es mucho menos sensible al aumento de la carga de nutrientes que en los lagos, debido a que grandes cantidades se almacenan en partes del ecosistema que no están fácilmente disponibles para los productores (Wetzel 2001). Así, los efectos de *C. fluminea* sobre la productividad primaria podrían ser opuestos dependiendo de las características de los ambientes.

Conclusiones

- La principal influencia potencial de *C. fluminea* observada en los sitios de muestreo podría ser el aumento de Ca y P, mediante resuspensión del sedimento a la columna de agua de las sales insolubles de Ca-P a través de la bioturbación.
- Las alteraciones de los ciclos biogeoquímicos del Ca y P causadas por esta especie, podrían tener un efecto importante en las aguas pobres en calcio de la región, en sitios potencialmente invadibles.
- No se encontró una relación clara entre *C. fluminea* y nitrógeno o materia orgánica, debido posiblemente al origen alóctono de estos desde la cuenca.
- Los procesos de filtración, con la consecuente disminución de la productividad primaria, podrían afectar los equilibrios ácido-base de estos ecosistemas acuáticos, debido a la correlación de los valores de pH y clorofila *a* encontrada en los sitios muestreados de la región.

CAPÍTULO 3 Impacto de *Corbicula fluminea* en los ensambles de macroinvertebrados acuáticos

Introducción

Los macroinvertebrados acuáticos son animales que habitan el sustrato de lagos, ríos, arroyos, estuarios y mares, y pueden vivir enterrados o sobre él, a través de la construcción de tubos, fijados en rocas o materiales orgánicos, en los que viven durante parte o la totalidad del ciclo de vida. Están definidos por convención, como aquellos

invertebrados mayores que 1 mm (Batzer y Boix 2016). Son abundantes en ecosistemas acuáticos, e incluyen platelmintos, moluscos, anélidos, ácaros, crustáceos e insectos.

El impacto en los ensambles de macroinvertebrados acuáticos es importante por el papel crucial de estos en el mantenimiento de la integridad estructural y funcional de los ecosistemas de agua dulce (Pereira et al. 2012; Wittmann et al. 2012; Zhang et al. 2014). Alteran la condición geofísica de los sedimentos, participan en la descomposición de detritos, y los ciclos de la materia orgánica y los nutrientes en general, regulando además las comunidades de productores primarios, al consumir algas y plantas y ser consumidos por peces, anfibios, reptiles y aves, por lo que ocupan una posición central en las redes tróficas (Batzer et al. 1999; Vanni 2002; Covich et al. 2004; Pereira et al. 2012; Silver et al. 2012; Batzer y Boix 2016; Zimmer et al. 2016).

Las invasiones biológicas, en el contexto actual de globalización, constituyen una de las principales amenazas para la biodiversidad de agua dulce (Sala et al. 2000), especialmente para los ensambles de macroinvertebrados acuáticos (Spencer et al. 1991; Strayer 1999). El impacto final de cada invasión en los ensambles de macroinvertebrados es difícil de predecir (Lodge 1993). Por un lado, las especies invasoras pueden reemplazar rápidamente a los taxones nativos (Den Hartog et al. 1992; Dick y Platvoet 2000; Bachmann et al. 2001), o provocar aumentos de su abundancia (Horvath et al. 1999; Mayer et al. 2002), y existe también relación del impacto con el tamaño de la población invasora y la susceptibilidad del propio ambiente a la invasión (Hicks 2004). Incluso, las comunidades establecidas también pueden facilitar el proceso de invasión de estas especies (Stewart et al. 1998; Mörtl y Rothhaupt 2003).

Se han verificado cambios intensos en la estructura de la fauna bentónica en la cuenca del Río de la Plata (Argentina) debido a la colonización de sustratos duros por la invasión del mejillón dorado (Darrigran y Armengol 1998; Darrigran et al. 1998). *Corbicula fluminea* tiene diversos impactos directos o indirectos en estas comunidades: puede desplazar y/o reducir el hábitat disponible para otras especies (Vaughn y Hakenkamp 2001), y al morir proveer un sustrato duro biogénico mediante los restos de valvas, que funcionan como refugio y sustrato para otras especies (Crooks 2002; Gutiérrez et al. 2003), pues proporcionan estructuras físicas persistentes y a menudo abundantes (Strayer et al. 1999; Gutiérrez et al. 2003).

La alimentación por filtración de los bivalvos invasores puede afectar negativamente el reclutamiento de otras especies (por ejemplo, unioides y esféridos juveniles) (Yeager et al. 1994; Hakenkamp y Palmer 1999). Además, compiten por los recursos alimenticios

con otras especies (Sousa et al. 2005). Algunos de estos efectos han provocado la disminución de la abundancia y diversidad de moluscos nativos de ecosistemas de agua dulce de América del Norte y Europa, (Araujo et al. 1993, Williams et al. 1993; Strayer 1999, Aldridge y Müller 2001; McMahon 2002; Sousa et al. 2005, 2006, 2007a, 2008b, 2014).

El impacto causado por la filtración que realizan los individuos invasores de *C. fluminea* puede ser indirecto, a partir de la reducción del eutrofismo, debido a sus altas tasas de filtración (Beaver et al. 1991; Phelps 1994; McMahon 2002). Este fenómeno aumenta la claridad del agua y puede mejorar la cubierta de vegetación sumergida (Phelps 1994). Cuando por el contrario ocurre pérdida de macrófitos (provocada por altos niveles de nutrientes, pastoreo o daños mecánicos) y un consecuente reemplazo por fitoplancton, se registró una disminución de la diversidad de macroinvertebrados (Phillips et al. 2016; Macchi 2017), debido a que los macrófitos proporcionan hábitat estructural como por ejemplo refugios, superficie para crecimiento de algas epifitas, tejidos de hojas o tallos consumidos por herbívoros especializados, recursos detriticos, entre otros (Ruhí et al. 2016). Varios estudios han relacionado la riqueza, abundancia y grupos funcionales de macroinvertebrados en los cuerpos de agua con la presencia y los tipos (sumergidos y emergentes, o con distinta arquitectura del tallo) de macrófitos (Hiden et al. 2005; Bazzanti et al. 2010; de Mendoza et al. 2012).

La composición y estructura de los ensambles de macroinvertebrados se ve afectada también por factores abióticos, como la localización geográfica (Nicolet et al. 2004), las características químicas del agua, así como de factores bióticos como la presencia de macrófitas, peces (McParland y Paszkowski 2006), por lo cual es importante el análisis de todo el contexto. El objetivo de este capítulo fue analizar el impacto de *C. fluminea* en la composición, abundancia y características funcionales de las comunidades de macroinvertebrados, con énfasis en los moluscos nativos, a partir de la comparación los sitios de río y embalse, invadidos y no invadidos del río Limay, considerando las particularidades ambientales de estos sitios.

Materiales y métodos

Muestreo e identificación de macroinvertebrados

Los muestreos de los ensambles de macroinvertebrados acuáticos (bentos) se realizaron con una red con marco en forma de D de 30 cm de diámetro con malla de 500 μm . Se

utilizó el enfoque multihábitat descrito por Barbour et al. (1999) para incluir los principales biotopos presentes. Cada réplica constó de tres arrastres de red de 50 cm de largo, en los que se incluyó a cada biotopo presente en el sitio. La determinación de los principales tipos de hábitat, como tipo de sustrato, presencia de macrófitas y/o hojarasca, pozones y/o correderas, se realizó previamente a cada muestreo mediante una evaluación cualitativa de cada sitio. Se tomaron tres réplicas en cada uno de los 4 sitios de río (AR: invadido; FN: no invadido) y embalse (RM: invadido; PL: no invadido), y durante 4 estaciones, dando un total de 48 muestras de comunidades de macroinvertebrados bentónicos, cada una con un área de 30×150 cm. La abundancia de macroinvertebrados fue transformada a densidad expresada en ind m^{-2} , mediante regla de tres, con las áreas originales de muestreo.

Las muestras se conservaron en etanol al 70% y se identificaron al nivel taxonómico más cercano a especie posible. El material óptico utilizado fue una lupa estereoscópica (4X) y un microscopio (64X-640X). Se utilizaron claves de América del Sur, fundamentalmente Bachmann (1981), Wiederholm (1989), Wygodzinsky y Coscarón (1989); Rodríguez-Capítulo (1992); Lopretto y Tell (1995); Archangelsky (1997); Muzón y Von Ellenrieder (1997); Cranston (2000); Epler (2001); Fernández y Domínguez (2001); Oliva et al. (2002); Heckman (2006); Michat y Archangelsky (2007); Heckman (2008); Michat et al. (2008); Alarie et al. (2009); Domínguez y Fernández (2009); Libonatti et al. (2011) y Muzón et al. (2014). Teniendo en cuenta el objetivo de este capítulo, i.e., evaluar la influencia de *Corbicula fluminea* en las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, los individuos de esta especie registrados en los sitios invadidos fueron excluidos de los análisis de abundancia y composición.

Grupos funcionales

Los taxones de invertebrados se asignaron a grupos funcionales (GF) basados en adaptaciones morfológicas y conductuales para adquirir sus alimentos (Lopretto y Tell 1995; Merritt y Cummins 1996; Miserendino 2007; Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2014). Los GF fueron: (1) fragmentadores (FR, se alimentan de materia orgánica en partículas gruesas > 1 mm de tamaño, ya sea tejido vivo de macrófitas acuáticas o materia orgánica gruesa de plantas terrestres); (2) raspadores (RS, raspan y consumen la materia orgánica unida a rocas y otros sustratos); (3) colectores-filtradores (CF, tamizan partículas finas de $1,00$ a $0,45 \mu\text{m}$ de la columna de agua que fluye); (4) recolectores (RC, recolectan partículas finas de materia orgánica de los escombros y sedimentos en los lechos de los

arroyos); (5) depredadores (DP, se alimentan de otros animales vivos); y (6) picadores herbívoros (PH, se alimentan de plantas vasculares cortando o perforando el tejido y consumen líquidos vegetales). La abundancia relativa (%) de cada GF se calculó sobre la base de su abundancia total en muestras de cada sitio y estación del año.

Análisis de los datos

Se determinó la riqueza de especies (S) y se evaluó la estructura de la comunidad utilizando el índice de diversidad de Shannon ($H' = -\sum p_i \ln p_i$) (Shannon y Weaver 1963) y equitatividad de Pielou ($J' = H' / \ln S$) (Pielou 1977), a partir de la abundancia de macroinvertebrados (PRIMER 6.1.6). Los individuos que no se pudieron identificar a nivel de especie se incluyeron en el análisis como morfo-especies, para evitar subestimaciones de la diversidad. La riqueza se calculó como riqueza acumulada en las tres réplicas de cada muestra/sitio

A los efectos de evaluar el efecto de la invasión sobre la densidad total de macroinvertebrados se realizaron diferentes comparaciones considerando tres factores, a saber, invasión (invadido y no invadido), tipo de ambiente (río y embalse) y estación (otoño, invierno, primavera y verano). Para cada una de las 16 combinaciones de niveles de factores se contó con tres réplicas. En primera instancia se realizó una comparación por medio de un ANOVA de tres factores de efectos fijos. Se comprobaron los supuestos a partir de métodos gráficos, considerando que el método es robusto para pequeños apartamientos de la normalidad, homogeneidad de varianzas e independencia de varianzas con respecto a medias (Logan 2010).

En el caso de hallar interacciones significativas se realizaron análisis separados para diferentes niveles de algunos de los factores que interactúan, siempre detrás de la comparación sitios invadidos con respecto a no invadidos. En el caso de apartamientos de los supuestos se realizó una transformación raíz cuadrada y, en caso de que esta transformación no solucionara el inconveniente, se realizaron comparaciones con el método no paramétrico de Kruskal-Wallis (Logan 2010). Para analizar diferencias entre sitios invadidos y no invadidos (influencia de *Corbicula fluminea*), y entre tipos de ambientes acuáticos (río vs. embalse), respecto a la densidad de taxones (grupos), se aplicó la prueba no paramétrica de Wilcoxon, mediante el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2014).

El ordenamiento multivariado por Escalamiento Multidimensional no métrico (Non-metric Multidimensional Scaling: nMDS) fue utilizado para evaluar las diferencias entre

ecosistemas (río y embalse, y los ambientes invadido y no invadido por *C. fluminea*). El método construye un gráfico bivariado con los objetos investigados (sitios) (Ludwig y Reynolds 1988), respecto a la composición de macroinvertebrados acuáticos. Se usó como base una matriz de similitud con el índice de Bray-Curtis de los datos de abundancia con la transformación $\log x+1$. El resultado proporciona una buena evaluación de la estructura de la comunidad cuando el estrés es menor que 0,2 (Clarke y Warwick 2001). Se calcularon los índices de correlación de Spearman entre las puntuaciones de las dimensiones de nMDS y las variables ambientales y los atributos de la comunidad (riqueza específica y densidad), para revelar los patrones ecológicos (Ter Braak 1992; Maloney y Feminella 2006) con el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2014).

Se realizó el Análisis de Similitudes (ANOSIM) cruzado de dos vías, que correlaciona las matrices de disimilitud subyacentes (Clarke y Warwick 2001). Este se usa para probar las diferencias en la composición de especies de macroinvertebrados (matriz de similitud de abundancia) entre ambientes. En este caso se usaron dos comparaciones: embalse vs. río, y sitios invadidos vs. no invadidos (por *C. fluminea*). ANOSIM prueba la hipótesis nula de que la similitud de rango promedio entre muestras dentro de un grupo es la misma que la similitud de rango promedio entre muestras entre grupos. Esta prueba produce el estadístico R que fluctúa entre 0 y 1. Un valor de $R=0$ indica que los grupos no se diferencian entre sí, mientras que si $R=1$, las similitudes entre pares de muestras dentro de grupo siempre son mucho más altos que entre grupos. Este análisis también produce un nivel de significación con valor p .

Se utilizó el análisis de porcentajes de similitud (Similarity Percentages: SIMPER) para determinar los taxones que contribuyen a las diferencias entre los sitios/objetos/muestras (río vs. embalse e invadido vs. no invadido) (Clarke y Warwick 2001). El índice de distancia de Bray-Curtis entre un par de muestras se refiere a la diferencia entre esas dos muestras para cada especie, sumada sobre todas las especies. Así SIMPER calcula el porcentaje de contribución de cada especie a las diferencias entre todos los pares muestras dentro de cada grupo. Luego calcula el promedio de estas contribuciones porcentuales, con su desviación estándar. Las especies con una gran proporción de disimilitud promedio entre grupos/desviación estándar son aquellas especies que mejor discriminan entre los grupos. SIMPER no tiene pruebas formales de hipótesis, sino que provee una lista de especies con su contribución porcentual a las diferencias entre grupos o similitudes dentro de los grupos. Los análisis nMDS, ANOSIM y SIMPER se realizaron con PRIMER 6.1.6 (Clarke y Gorley 2006).

Resultados

Composición de ensambles de macroinvertebrados acuáticos

Se registró una riqueza total (S) de 73 taxones (51 y 48 en sitios de ríos y embalses, respectivamente) de 44 Familias de Turbellaria, Annelida, Mollusca, Crustacea, Arachnidae e Insecta (Tabla 3.1). Los valores de riqueza media de cada sitio fueron AR S_{AR} media = 21,3, FN S_{FN} media = 15,3, PL S_{PL} media = 18,0, hasta el sitio con menos riqueza RM S_{RM} media = 7,3 (Figura 3.1 y Tabla 3.2). La media de los índices de diversidad de Shannon y equitatividad de Pielou también fueron mayores en los sitios AR y PL, sin embargo, la equitatividad fue similar en AR, RM y PL (0,63-0,67) con el valor más bajo en FN (0,54). Estacionalmente, los valores más altos de diversidad de Shannon se registraron en otoño en el embalse PL, y los valores más bajos en verano en el sitio de río FN.

Tabla 3.2. Lista de grupos y abundancias relativas medias de cada taxón en sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueira: FN) y embalses (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL), del río Limay (los taxones más abundantes están en negrita); GF: grupos funcionales, FR: fragmentadores, RS: raspadores, CF: colectores-filtradores, RC: recolectores, DP: depredadores, PH: picadores herbívoros. Taxones con los mayores valores de abundancia relativa para cada sitio en negrita.

Taxones	Abundancia relativa (%)					Media total
	GF	AR	FN	RM	PL	
TURBELLARIA						
Dugesiiidae						
<i>Girardia tigrina</i>	DP	0,83	0,51	18,38	0,81	5,13
ANNELIDA						
Naididae						
<i>Nais communis</i>	RC	0,13	0,00	0,00	0,00	0,03
<i>Dero sp.</i>	RC	0,00	0,00	0,28	0,81	0,27
Nadidae						
<i>Limnodrilus sp.</i>	RC	0,00	0,32	0,00	0,13	0,11

Lumbriculidae						
<i>Lumbriculus variegatus</i>	RC	0,70	0,14	0,56	0,20	0,40
Haplotaenidae		0,03	0,00	0,00	0,00	0,01
Enchytraeidae		0,16	0,05	0,00	2,75	0,74
Glossiphoniidae						
<i>Helobdella</i> sp.	DP	0,00	0,09	0,00	0,74	0,21
MOLLUSCA						
Planorbidae						
<i>Biomphalaria peregrina</i>	RS	0,00	0,00	0,00	0,47	0,12
<i>Anisancylus obliquus</i>	RS	0,67	0,74	0,00	0,00	0,35
Physidae						
<i>Physa cubensis</i>	RS	0,13	0,00	0,00	4,76	1,22
Cochliopidae						
<i>Heleobia parchappii</i>	RS	0,67	2,81	8,36	12,21	6,01
<i>Heleobia hatcheri</i>	RS	1,50	1,61	0,00	0,00	0,78
Lymnaeidae						
<i>Lymnaea</i> sp.	RS	0,22	0,14	0,00	0,07	0,11
Chilinae						
<i>Chilina gibbosa</i>	RS	1,82	6,69	18,94	0,67	7,03
Sphaeriidae						
<i>Pisidium sterkianum</i>	CF	0,00	0,00	0,00	0,81	0,20
Hyriidae						
<i>Diplodon chilensis</i>	CF	0,00	0,32	0,56	0,54	0,35
CRUSTACEA						
Aeglidae						
<i>Aegla neuquensis</i>	DP	0,26	0,83	0,00	0,00	0,27
Hyalellidae						
<i>Hyalella curvispina</i>	RC	3,33	0,09	21,17	29,46	13,51
ARACHNIDAE						
Acari						
<i>Hydrachnidia</i> spp.	DP	0,00	0,00	0,00	6,44	1,61
INSECTA						
<u>Ephemeroptera</u>						
Leptophlebiidae						
<i>Penaphlebia chilensis</i>	RC	0,26	9,78	5,29	0,00	3,83
<i>Meridialaris diguillina</i>	RS	0,00	8,90	0,00	0,00	2,23
<i>Meridialaris chiloeensis</i>	RS	0,22	1,52	0,00	0,13	0,47
Baetidae						
<i>Americabaetis alphas</i>	RC	14,49	1,61	0,00	1,07	4,29
<i>Camelobaetis sp</i>	RC	0,86	0,92	0,00	0,00	0,45
<i>Andiops torrens</i>	RC	9,53	1,57	0,00	0,00	2,77
Caenidae						
<i>Caenis gonseri</i>	RC	0,19	0,00	14,20	0,94	3,83
<u>Plecoptera</u>						
Gripopterygidae						
<i>Notoperlopsis femina</i>	RS	0,00	0,09	0,00	0,00	0,02
<u>Hemiptera</u>						
Corixidae						

<i>Sigara (Tropocorixa) santiagiensis</i>	PH	0,00	0,09	0,00	2,01	0,53
<u>Notonectidae</u>						
<i>Notonecta sp.</i>	DP	0,00	0,00	0,00	0,40	0,10
<u>Saldidae</u>						
<i>Saldula sp.</i>	RS	0,13	0,00	0,00	0,00	0,03
<u>Odonata</u>						
<u>Coenagrionidae</u>						
<i>Cyanallagma interruptum</i>	DP	0,03	0,00	0,84	0,40	0,32
<i>Ischnura sp.</i>	DP	0,00	0,00	0,00	1,88	0,47
<u>Aeshnidae</u>						
<i>Rhionaeschna absoluta</i>	DP	0,00	0,00	0,00	0,54	0,13
<u>Libellulidae</u>						
<i>Sympetrum villosum</i>	DP	0,00	0,00	0,28	0,74	0,25
<u>Coleoptera</u>						
<u>Elmidae</u>						
<i>Luchoelmis sp.</i>	RS	0,00	0,23	0,00	0,00	0,06
<i>Stehelmis sp.</i>	RS	0,00	0,09	0,00	0,00	0,02
<i>Austrelmis sp.</i>	RS	0,00	0,05	0,00	0,00	0,01
<u>Dytiscidae</u>						
<i>Lancetes sp.</i>	DP	0,00	0,00	0,00	0,27	0,07
<i>Desmopachria</i>	DP	0,00	0,00	0,00	2,42	0,60
<u>Hydrophilidae</u>						
<i>Tropisternus</i>	DP	0,00	0,00	0,00	0,27	0,07
<i>Berosus sp.</i>	RC	0,00	0,00	0,00	5,50	1,38
<u>Curculionidae</u>						
	PH	0,00	0,00	0,00	0,07	0,02
<u>Diptera</u>						
<u>Ceratopogonidae</u>						
<i>Dasyhelea sp.</i>	DP	0,10	0,00	0,00	0,00	0,02
<i>Culicoides sp.</i>	DP	0,00	0,00	0,00	0,74	0,18
<u>Chironomidae</u>						
<i>Tanytarsus sp.</i>	CF	0,45	0,00	0,00	0,07	0,13
<i>Dicrotendipes sp.</i>	RC	0,00	0,00	0,84	3,89	1,18
<i>Parachironomus sp.</i>	RC	0,06	0,00	0,00	0,27	0,08
<i>Paralauterborniella sp.</i>	RC	0,00	0,00	0,00	0,54	0,13
<i>Monodiamesa sp.</i>	RC	0,00	0,00	1,11	0,00	0,28
<i>Limaya longitarsis</i>	RC	2,05	0,00	0,00	0,00	0,51
<i>Paraheptagyia sp.</i>	RC	0,29	0,00	0,00	0,00	0,07
<i>Eukiefferiella sp.</i>	RC	0,86	0,00	0,00	0,00	0,22
<i>Cricotopus sp.</i>	RC	8,51	0,05	0,00	0,00	2,14
<i>Paratrichocladus sp.</i>	RC	11,45	0,05	0,28	1,14	3,23
<i>Smittia sp.</i>	RC	0,00	0,00	0,00	1,14	0,29
<i>Pentaneura sp.</i>	DP	0,00	0,00	0,56	0,07	0,16
<u>Simuliidae</u>						
<i>Simulium (Ectemnaspis) wolffhuegeli</i>	CF	0,10	0,00	0,00	0,00	0,02
<u>Tipulidae</u>						
<i>Molophilus sp.</i>	DP	0,00	0,00	0,28	0,47	0,19
<u>Ephydriidae</u>						
	RC	0,00	0,00	0,00	0,07	0,02

Empididae	DP	0,67	0,00	0,00	0,27	0,24
Stratiomidae	RC	0,00	0,00	0,00	0,47	0,12
Muscidae	DP	0,03	0,00	0,00	0,00	0,01
Tabanidae						
<i>Tabanus</i> sp.	DP	0,00	0,00	0,00	2,01	0,50
<u>Trichoptera</u>						
Hydrobiosidae						
<i>Atopsyche</i> sp.	DP	0,00	1,20	0,00	0,00	0,30
<i>Neoatopsyche</i> sp.	DP	0,00	0,14	0,00	0,00	0,03
Leptoceridae						
<i>Brachysetodes</i> sp.	RC	0,61	0,00	8,08	10,40	4,77
Limnephylidae						
<i>Verger</i> sp.	FR	0,00	0,09	0,00	0,27	0,09
Hidroptilidae						
<i>Oxyethira bidentata</i>	RC	0,90	0,14	0,00	0,67	0,43
<i>Metrichia neotropicalis</i>	RS	2,56	0,00	0,00	0,00	0,64
Hydropsychidae						
<i>Smicridea (Rhyacophylax) annulicornis</i>	CF	1,47	59,13	0,00	0,00	15,15
<i>Smicridea (Rhyacophylax) murina</i>	CF	33,74	0,00	0,00	0,00	8,43

El ANOVA de tres factores: invasión (invadido y no invadido), tipo de ambiente (río y embalse) y estación (otoño, invierno, primavera y verano) de macroinvertebrados, mostró diferencias significativas para el factor ambiente ($p < 0,000$), aunque también para las interacciones ambiente: invasión y ambiente: invasión: estación. En las figuras 3.2 y 3.3 se observa que en general, la densidad fue mayor en ambientes de río. En ambientes de embalse (RM y PL) se encontró que el factor invasión es significativo, no así estación ni la interacción, con menores valores de densidad para el sitio invadido RM. En ambientes de río (AR y FN) se encontró que el factor estación fue significativo, no así invasión. Al mismo tiempo, la interacción entre los factores resultó significativa. Según la prueba de Kruskal-Wallis, en verano el sitio FN mostró mayores valores de densidad que el sitio invadido AR ($p = 0,0495$), sin diferencias significativas para estos sitios en otras estaciones.

Tabla 3.2 Riqueza, densidad y diversidad de taxones de macroinvertebrados de muestras (río AR: Arroyito, FN: Fortín Nogueira; embalses: Ezequiel Ramos Mexía RM, Pichi Picún Leufú: PL); S: riqueza de taxones, N: densidad; H: diversidad de Shannon, J: equitatividad de Pielou. I: invadido, NI: no invadido, N: densidad. Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I.

	Muestra	S	N (ind m ⁻²)	H	J
I	AR-V	15	600,74	2,19	0,81
I	AR-O	26	1067,41	2,00	0,61
I	AR-I	19	566,67	1,97	0,67
I	AR-P	25	153,33	1,86	0,58
NI	FN-V	12	571,85	0,75	0,30
NI	FN-O	25	522,96	1,98	0,61
NI	FN-I	13	320	1,43	0,56
NI	FN-P	11	191,11	1,65	0,69
I	RM-V	11	125,93	1,71	0,71
I	RM -O	6	26,67	1,30	0,72
I	RM -I	6	41,48	1,00	0,56
I	RM -P	6	86,67	0,94	0,52
NI	PL-V	12	121,48	1,34	0,54
NI	PL-O	31	327,41	2,82	0,82
NI	PL-I	13	317,04	1,41	0,55
NI	PL-P	16	343,7	2,05	0,74

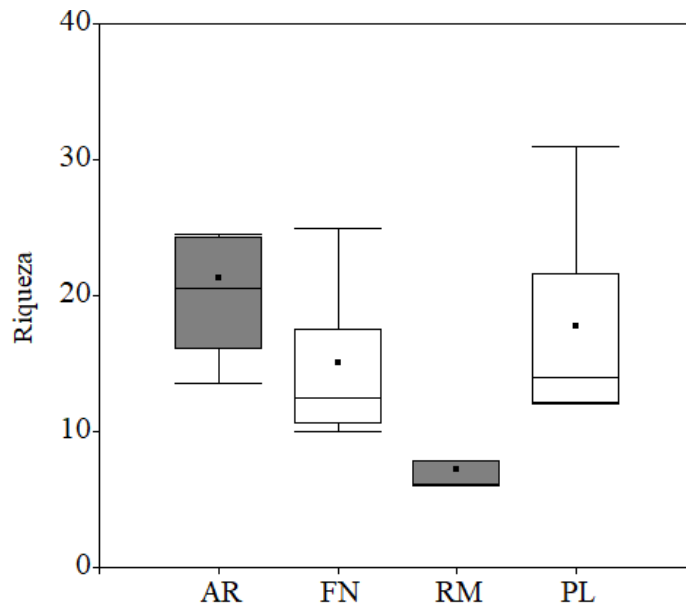


Figura 3.1 Riqueza media de macroinvertebrados de los sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueira: FN) y embalse (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL) del río Limay. Gris: invadidos, blancos: no invadidos

Los taxones de los principales grupos Turbellaria, Annelida, Mollusca, Crustacea, Arachnidae e Insecta se muestran en la Tabla 3.1. Insecta, con los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera, Hemiptera, Odonata, Coleoptera, Diptera y Trichoptera, fue el taxón más abundante en todos los sitios de muestreo, especialmente en ríos respecto a embalses (W

= 378,5; $p < 0,0001$), sin diferencias estadísticas entre sitios invadidos y no invadidos (Figuras 3.2, 3.3, 3.4 y 3.5). Presentó valores de densidad de 519, 344, 21 y 108 ind m^{-2} en los sitios de río AR, FN, y embalses RM y PL, respectivamente. Mollusca también fue un grupo relativamente abundante en AR (29 ind m^{-2}) y FN (49 ind m^{-2}) (Figura 3.2). Los taxones Mollusca (19 ind m^{-2}), Crustacea (14 ind m^{-2}) y Turbellaria (12 ind m^{-2}) tuvieron valores de densidad relativamente similares en RM. En el embalse PL Crustacea (81 ind m^{-2}) y Mollusca (55 ind m^{-2}) fueron los grupos más abundantes. Comparando los sitios de río invadido y no invadido, Crustacea fue el único taxón principal con valores significativamente más altos en AR, respecto a FN ($W = 158,0$; $p = 0,0051$). En los sitios de embalse, Mollusca ($W = 111,5$; $p = 0,0260$), Crustacea ($W = 99,0$; $p = 0,0027$) e Insecta ($W = 100,0$; $p = 0,0038$) tuvieron, al contrario que para los sitios de río, valores significativamente más altos de densidad en el sitio no invadido (PL) respecto al sitio invadido (RM). En general, la densidad de los principales taxones de los sitios fue mayor en los sitios AR (invadido) y PL (no invadido), respecto a sus homólogos FN (no invadido) y RM (invadido), semejante a los resultados de densidad total y riqueza de macroinvertebrados.

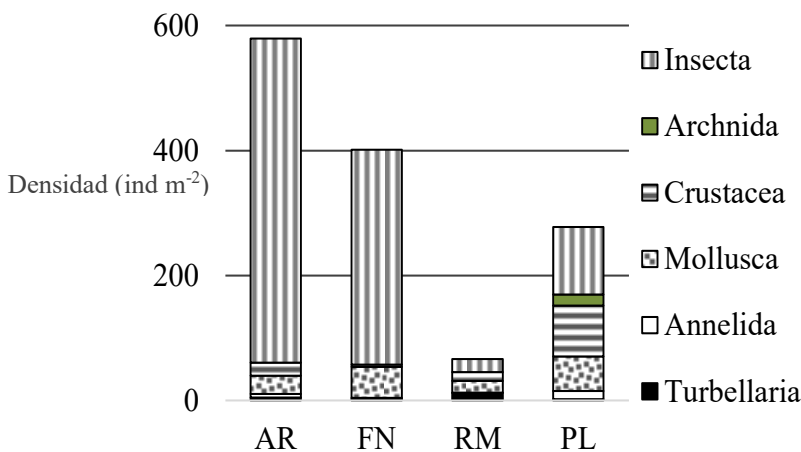


Figura 3.2 Densidad media de los taxones de macroinvertebrados de los sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueira: FN) y embalse (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL) del río Limay.

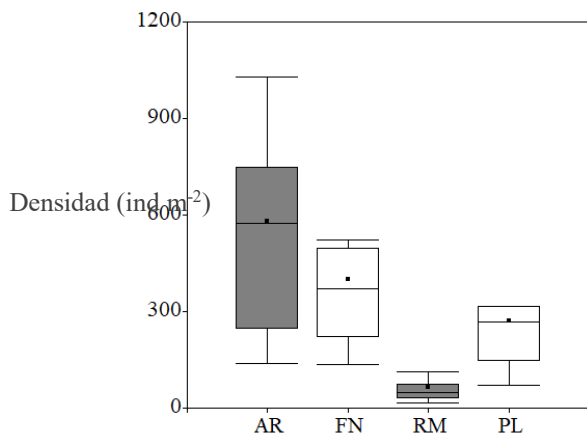


Figura 3.3 Densidad total de macroinvertebrados de los sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueira: FN) y embalse (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL) del río Limay. Relleno gris y blanco para sitios invadidos y no invadidos, respectivamente. El rectángulo (caja) representa los valores intercuartílicos (q1-q3), la recta transversal y el punto del rectángulo representan a la mediana y a la media, respectivamente y los bigotes (las rectas verticales y sus extremos) representan el otro 50% de los datos.

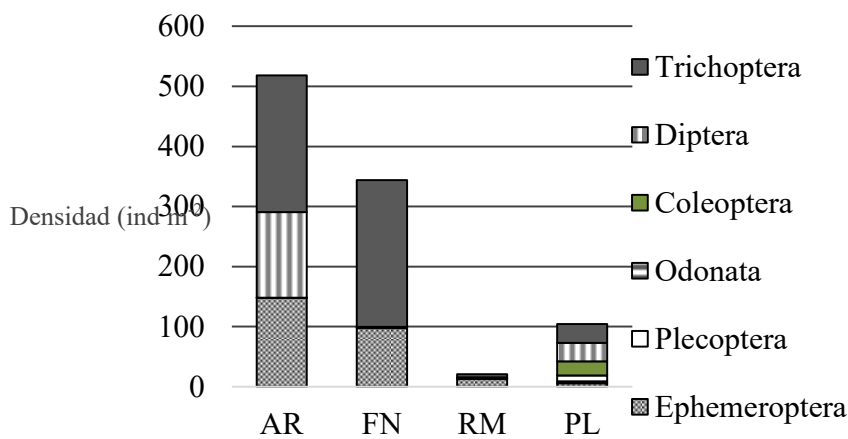


Figura 3.4 Densidad de insectos por grupos de los sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueira: FN) y embalse (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL) del río Limay.

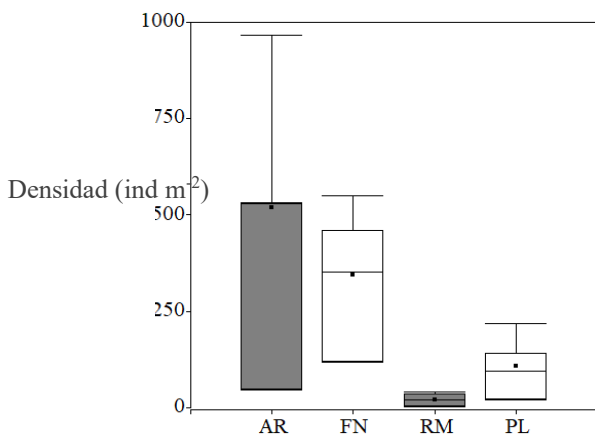


Figura 3.5 Densidad total de insectos los sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueira: FN) y embalse (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL) del río Limay. Relleno gris y blanco para sitios invadidos y no invadidos, respectivamente. El rectángulo (caja) representa los valores intercuartílicos (q1-q3), la recta transversal y el punto del rectángulo representan a la mediana y a la media, respectivamente y los bigotes (las rectas verticales y sus extremos) representan el otro 50% de los datos.

Las familias más abundantes fueron Dugesiidae, Cochliopidae, Chilinidae, Hyallellidae, Leptophlebiidae, Baetidae, Caenidae, Chironomidae, Leptoceridae e Hydropsychidae, con casi el 90% de la abundancia del sistema del río Limay. Chironomidae fue la familia

más diversa ($S = 12$), aunque tuvo bajos valores de abundancia y pocos taxones en el sitio de río FN.

Algunos grupos o especies se registraron solamente en secciones lólicas o lénticas del río Limay. *Dero* sp, *Sympetrum villosum*, *Dicrotendipes* sp. *Pentaneura* sp. y *Molophilus* sp. solo estuvieron presentes en los embalses RM y PL. Además, *Brachysetodes* sp. fue una especie muy abundante en embalses con valores de abundancia relativa de 8,08 y 10,40 % en RM y PL respectivamente, mientras en el sitio FN solo alcanzan el 0,61% de la abundancia relativa. *Anisancylus obliquus*, *Heleobia hatcheri*, *Aegla neuquensis*, *Camelobaetis* sp., *Andiops torrens*, *Cricotopus* sp., *Smicridea (Rhyacophylax) annulicornis* solo estaban presentes en AR y FN, los sitios de ríos del Limay. *Limnodrilus* sp., *Helobdella* sp., *Sigara (Tropocorixa) santiagiensis* y *Verger* sp. estuvieron presentes solo en los sitios no invadidos por *Corbicula fluminea*. No se registraron especies exclusivas de los sitios invadidos (río AR y embalse RM).

El ordenamiento multivariado nMDS (Non-metric Multidimensional Scaling: Escalamiento Multidimensional no métrico) proporcionó una imagen bidimensional potencialmente útil (estrés= 0,14) de los sitios de muestreo (embalse/río e invadido/no invadido) basado en la composición de sus comunidades de macroinvertebrados (Figura 3.6). En este se muestra discriminación de los sitios a lo largo de ambos ejes. El eje horizontal muestra la correlación positiva con la densidad de macroinvertebrados ($r= 0,57$ $p= 0,0217$), y los sitios de río FN y AR. El fósforo total del agua tuvo correlación negativa con este eje horizontal (PTa $r= -0,61$ $p= 0,0125$), al igual que los sólidos suspendidos totales (SST $r= -0,56$ $p= 0,0232$), y más asociadas estas variables a los sitios de embalse. El eje vertical tuvo correlación negativa con el pH ($r= -0,60$ $p= 0,0136$), la clorofila *a* (Cla $r= -0,57$ $p= 0,0218$) y la riqueza de especies de macroinvertebrados ($r= -0,61$ $p= 0,0108$) la separación principalmente de sitios AR y PL (con mayores valores de clorofila y riqueza), de los sitios FN y RM.

Los sitios invadidos AR y RM además se distribuyen en el centro del gráfico. Si bien sus puntos no se superponen, su cercanía sugiere que se asemejan entre sí, aún siendo hábitats muy diferentes (río, AR y embalse, RM) (Figura 3.6). Por otro lado, los ecosistemas no impactados por la invasión (FN de río y PL de embalse) son los más alejados entre sí en el ordenamiento, es decir, los más diferentes. Estas diferencias que podrían reflejar la variación de las comunidades entre ambientes lénticos y lólicos (lo que no sucedió para AR y RM), aún cuando FN y PL son sitios geográficamente cercanos.

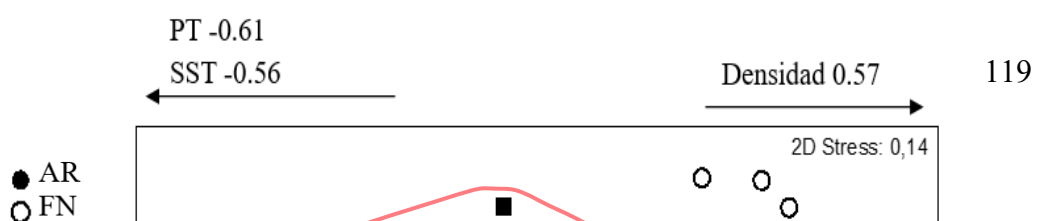


Figura 3.6 Gráfico del ordenamiento multivariado realizado con el método de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) (basado en la disimilitud de Bray-Curtis con datos de abundancia log x+1). *Cl*_a: clorofila *a*, *PT*: fósforo total del agua, *SST*: sólidos suspendidos totales, Riqueza y Densidad de macroinvertebrados, *stress*: estrés del nMDS. Círculos: sitios de río AR y FN; cuadrados: sitios de embalse RM y PL; negro: sitios invadidos, blancos: sitios no invadidos. Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I. La elipse fue definida por la tesista, más que por una distinción estadística.

El ANOSIM también mostró que la composición de especies varió significativamente entre sitios invadidos y no invadidos (ANOSIM Global $r = 0,557$, $p = 0,004$) y entre ríos y embalses (ANOSIM Global $R = 0,786$, $p = 0,005$).

El SIMPER de dos vías mostró un promedio de similitud de 37,50% y 45,96 % dentro de los grupos invadido y no invadido, respectivamente, (la primera vía fue sin discriminar río de embalse). La diferencia promedio entre estos grupos fue de 76,80%. Las especies con mayor contribución a la discriminación entre muestras invadidas y no invadidas según la proporción disimilitud media/desviación estándar fueron *Paratrichocladius* sp. (Diptera, Insecta), *Hyaella curvispina* (Crustacea) y *Chilina gibbosa* (Mollusca). Los taxones enumerados en la Tabla 3.3 contribuyeron en hasta un 56,5% acumulado de las diferencias promedio entre sitios invadidos y no invadidos.

Tabla 3.3 Contribución media de los taxones de macroinvertebrados a grupos invadidos y no invadidos, según el análisis SIMPER (CM: contribución de similitud media intragrupo; DM: disimilitud media; DE: desviación estándar; CD: contribución porcentual a la disimilitud intergrupos; I: invadido y NI: no invadido).

Taxones	CM (%)		DM/DE	CD (%)
	I	NI	I vs.NI	I vs.NI
<i>Chilina gibbosa</i>	21,64	9,78	1,13	4,41
<i>Hyaella curvispina</i>	10,19	12,36	1,16	7,8
<i>Heleobia parchappii</i>	9,12	11,35	0,99	4,75
<i>Smicridea (Rhyacophylax) murina</i>	8,74	-	0,83	3,95
<i>Americabaetis alphus</i>	7,75	-	0,99	3,59
<i>Paratrichocladius</i> sp.	5,58	-	1,19	3,93
<i>Caenis gonseri</i>	5,27	-	0,74	2,77
<i>Andiops torrens</i>	4,72	-	0,7	2,29
<i>Heleobia hatcheri</i>	3,32	1,87	0,67	1,23
<i>Smicridea (Rhyacophylax) annulicornis</i>	1,72	19,55	0,91	3,86
<i>Brachysetodes</i> sp.	1,66	4,42	0,93	4,56
<i>Meridialaris diguillina</i>	-	10,52	0,93	3,09
<i>Penaphlebia chilensis</i>	-	7,06	0,95	3,1
<i>Atopsyche</i> sp.	-	5,16	0,92	1,37
Enchytraeidae	-	2,7	0,92	2,8
<i>Hydrachnidia</i> spp.	-	2,55	0,63	3,02

El SIMPER de dos vías mostró una similitud promedio de 53,94 % y 29,52 % dentro de los grupos de ríos y embalses, respectivamente (esta segunda vía fue sin discriminar sitios invadidos de no invadidos) (Tabla 3.4). Las especies con mayor contribución a la similitud promedio dentro del grupo de ríos fueron *Smicridea (Rhyacophylax) annulicornis*, *Chilina gibbosa*, *Meridialaris diguillina*, *Caenis gonseri* y *Penaphlebia chilensis*. La diferencia promedio entre estos grupos fue de 86,54 %. Las especies que mejor discriminaron entre las muestras de ríos y embalses según la proporción de disimilitud media/desviación estándar y en todas las muestras (conjunto invadidas y no invadidas), fueron *Aegla neuquensis*, *Hyaella curvispina* (Crustacea), *Heleobia parchappii* y *Smicridea (Rhyacophylax) annulicornis*. 19 taxones fueron responsables del 66% de las diferencias entre las muestras de ríos y embalses.

Tabla 3.4 Contribución media de los taxones de macroinvertebrados a los grupos río y embalse, de acuerdo con el análisis SIMPER (CM: contribución de similitud media intragrupo; DM:

disimilitud media entre grupos; DE: desviación estándar; CD: contribución porcentual a la disimilitud intergrupos).

Taxones	CM (%)		DM/DE	CD (%)
	Río	Embalse	Río vs. Embalse	Río vs. Embalse
<i>Smicridea (Rhyacophylax)</i>				
<i>annulicornis</i>	17,85	-	1,41	7,63
<i>Hyaella curvispina</i>	4,15	24,6	1,45	6,5
<i>Americabaetis alphas</i>	5,39	-	1,18	4,88
<i>Smicridea (Rhyacophylax)</i>				
<i>murina</i>	6,07	-	0,85	4,65
<i>Andiops torrens</i>	4,33	-	1,04	4,25
<i>Paratrichocladus</i> sp.	3,88	-	1,03	4,01
<i>Chilina gibbosa</i>	10,62	23,31	1,23	3,89
<i>Brachysetodes</i> sp.	-	7,7	1,16	3,84
<i>Penaphlebia chilensis</i>	6,01	-	1,21	3,6
<i>Heleobia hatcheri</i>	3,9	-	1,17	3,33
<i>Meridialaris diguillina</i>	8,96	-	0,92	3,33
<i>Heleobia parchappii</i>	5,64	18,95	1,42	2,83
<i>Caenis gonseri</i>	6,29	-	0,94	2,24
<i>Anisancylus obliquus</i>	2,19	-	1,22	2,06
<i>Metrichia neotropicalis</i>	1,71	-	0,74	1,94
Enchytraeidae	-	4,2	0,96	1,92
<i>Hydrachnidia</i> spp.	-	3,97	0,63	1,85
<i>Aegla neuquensis</i>	3,53	-	1,48	1,65
<i>Atopsyche</i> sp.	4,39		0,9	1,48

Teniendo en cuenta los resultados de las pruebas de Wilcoxon, el análisis de ordenamiento NMDS, el Análisis de Similitudes (ANOSIM) y el Análisis de porcentajes de similitudes (SIMPER), se seleccionaron los principales taxones que evidenciaron las principales diferencias entre sitios invadidos y no invadidos para construir los siguientes gráficos de densidad (Figura 3.7). Se mostró el efecto de la invasión en la disminución de la abundancia de moluscos bivalvos (especialmente *Pisidium sterkianum* (AR: 12,6 vs. FN: 17,78; RM: 5,6 vs PL: 33,7 ind m⁻²) y *Diplodon chilensis* (AR: 0 vs. FN: 1,3; RM: 0,4 vs PL: 3,0 ind m⁻²) y gastrópodos nativos (AR: 29,1 vs. FN: 48,2; RM: 18,2 vs PL: 50,2 ind m⁻²) (especialmente los del género *Heleobia*, aunque también se incluyó el gastrópodo exótico *Physa*). Ephemeroptera en general fue un grupo aumentado por la invasión (AR: 148,6 vs. FN: 97,6; RM: 13,0 vs PL: 5,9 ind m⁻²) (principalmente las especies *Penaphlebia chilensis*, *Americabaetis alphas*, *Camelobaetidis* sp., *Andiops torrens*, *Caenis gonseri*). Las especies del género *Meridialaris*, también efímeras, por el contrario, resultaron reducidas. Aún así, cuando todas se incluyeron en los datos, se observó este efecto neto de aumento sobre este grupo. Los coleópteros (taxones

Luchoelmis sp., *Stehelmis* sp., *Austrelmis* sp., *Lancetes* sp., *Desmopachria*, *Tropisternus*, *Berosus* sp. y Curculionidae) también resultaron disminuidos en abundancia en los sitios invadidos (AR: 0 vs. FN: 1,48; RM: 0 vs PL: 23,5 ind m⁻²); y aunque en tricópteros también se observó esta reducción (AR: 227,4 vs. FN: 243,7; RM: 5,4 vs PL: 31,3 ind m⁻²), en los sitios de río, las diferencias fueron menores.

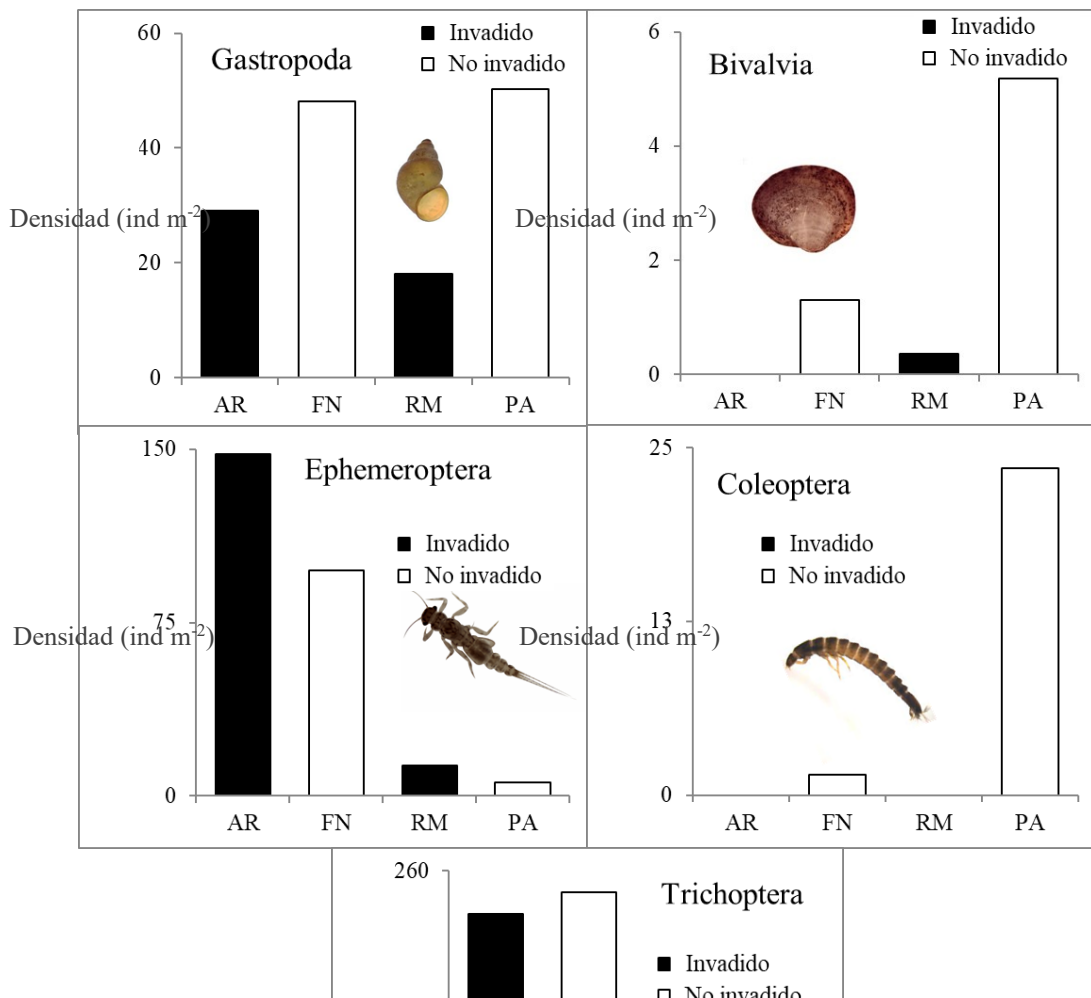


Figura 3.7 Densidad de los principales taxones en sitios invadidos y no invadidos por *Corbicula fluminea* en sitios de río (AR, FN) y embalse (RM, PL) del río Limay. Códigos de sitios en Tabla I.

Grupos funcionales

De los 72 taxones registrados en todos los sitios (sin contar a *Corbicula fluminea*), 26 fueron recolectores (RC), 22 depredadores (DP), 14 raspadores (RS), 6 colectores-filtradores (CF), 2 picadores-herbívoros (PH) y 1 fragmentador (FR) (Tabla 3.2). En términos de abundancia media total, los colectores-filtradores predominaron en los sitios de río, con 207 y 239 ind m⁻² en Arroyito (AR) y Fortín Nogueira (FN) respectivamente (Figura 3.6). El grupo de funcional dominante en los sitios lénticos fueron los recolectores con 34 y 160 ind m⁻² en los embalses Ezequiel Ramos Mexía (RM) y Pichi Picún Leufú (PL), respectivamente. Los depredadores fueron un poco menos abundantes en los ríos respecto a embalses (AR = 11, FN = 11, RM = 14, PL = 52 ind m⁻²). Los fragmentadores se registraron solo para los sitios no invadidos FN (río) y PL (embalse), con una abundancia muy baja (0,4-0,7 ind m⁻²).

Los grupos funcionales también mostraron variación estacional dentro de cada sitio. En AR en verano y otoño tres grupos (colectores-filtradores, recolectores y raspadores) tuvieron valores relativamente similares de abundancias (Figura 3.8). Los depredadores se registraron con valores de abundancia promedio de 0, 15, 20 y 10 ind m⁻² en verano, otoño, invierno y primavera, respectivamente. En invierno predominaron los raspadores, y en primavera los colectores-filtradores.

En el sitio de río FN los colectores-filtradores dominaron en todas las estaciones, especialmente en verano, con una densidad media de 482 ind m⁻². En otoño los

raspadores, los recolectores y depredadores alcanzaron sus valores más altos con 174, 136 y 17 ind m⁻², respectivamente. En otoño y primavera solo se registró un individuo picador herbívoro en una de las tres réplicas de cada una de ambas estaciones. En invierno y primavera, los recolectores disminuyeron aproximadamente a 7 y 20 ind m⁻² respectivamente, y también disminuyó la abundancia total. En invierno se registraron dos individuos fragmentadores en una de las tres réplicas. Los depredadores tuvieron una abundancia relativamente baja (7 a 17 ind m⁻²) en todos los muestreos.

El embalse RM tuvo una composición variable respecto a los grupos funcionales. Los recolectores, el grupo dominante del embalse, tuvieron valores de abundancia de 44, 37 y 51 ind m⁻² en verano, invierno y primavera, pero en otoño los valores fueron más bajos con 5 ind m⁻². Los depredadores tuvieron una abundancia de 49 ind m⁻² en verano, pero 2, 0 y 3 ind m⁻² en otoño, invierno y primavera, respectivamente. Los raspadores registraron valores de aproximadamente 30, 17, 2 y 24 ind m⁻², en contraste los colectores-filtradores fueron menos abundantes, con valores de 2, 0, 3 y 9 ind m⁻² en verano, otoño, invierno y primavera respectivamente (Figura 3.8).

En el embalse PL, los recolectores tuvieron valores de abundancia de 101 y 112 ind m⁻² en verano y otoño, respectivamente, pero estos valores se duplicaron en invierno y primavera (225 y 207 ind m⁻², respectivamente). Los depredadores y los raspadores tuvieron valores de abundancia total similares, también en verano (DP = 7 ind m⁻², RS = 14 ind m⁻²) y otoño (PR = 107 ind m⁻², RS = 72 ind m⁻²) los valores estacionales fueron relativamente similares. Pero en invierno, cuando la abundancia de los raspadores disminuyó a 18 ind m⁻², los depredadores mantuvieron sus valores relativamente altos (73 ind m⁻²). Por el contrario, en primavera la abundancia de los raspadores aumentó nuevamente con 110 ind m⁻² contra 17 depredadores m⁻². Los otros grupos funcionales tuvieron sus valores de abundancia más altos en otoño, con aproximadamente 22, 13 y 3 ind m⁻² de picadores-herbívoros, colectores-filtradores y fragmentadores, respectivamente (Figura 3.8).

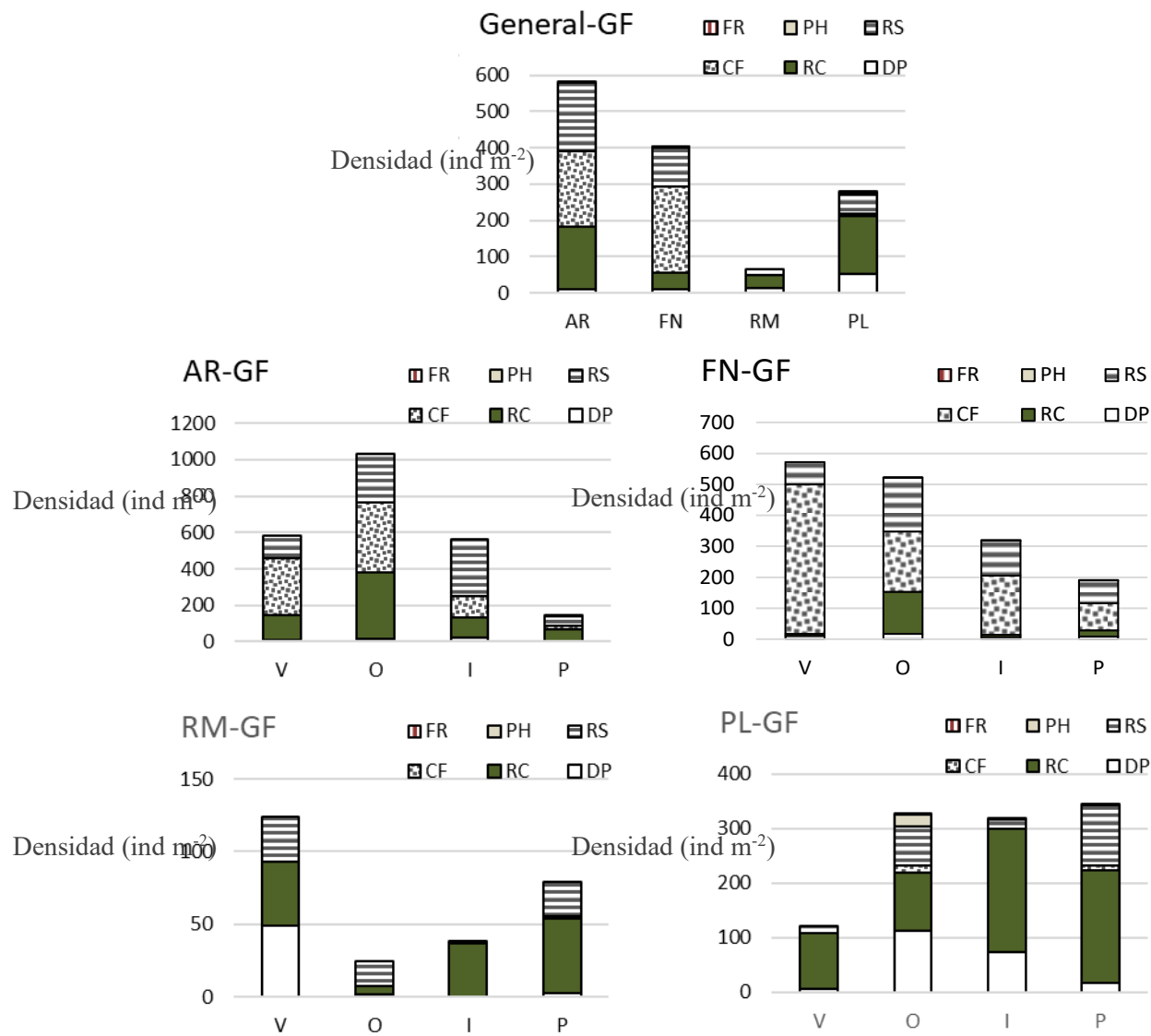


Figura 3.8 Abundancia total relativa y abundancias estacionales absolutas de los grupos funcionales (GF) de macroinvertebrados sitios de río Arroyito (AR) y Fortín Nogueira (FN), invadido y no invadido respectivamente, y sitios lénticos: embalses Ezequiel Ramos Mexía (RM) y Pichi Picún Leufú (PL). V: verano, O: otoño, I: invierno, P: primavera. RC: recolectores, DP: depredadores, RS: raspadores, CF: colectores-filtradores, PH: picadores-herbívoros y FR: fragmentadores. Códigos de los sitios y estación de muestreo según Tabla I.

Los datos primarios de este Capítulo 3 se pueden consultar en los enlaces del Anexo 2.

Discusión

En los análisis de los impactos de las invasiones, por ejemplo, se ha especulado que la invasión de *Corbicula* ha afectado negativamente la abundancia y diversidad de bivalvos nativos en América del Norte (Gardner et al. 1976; Taylor y Hughtart 1981; Clarke 1988), aunque algunos autores sugieren que su evidencia experimental es débil (Strayer 1999). Incluso respecto a este impacto, se han encontrado conclusiones dispares, debido a las diferentes escalas espaciales en las que se han recopilado los datos (Vaughn y Spooner 2006). Por estos motivos, en este estudio, el impacto de *Corbicula fluminea* en la estructura y funcionalidad de los ensamblajes de macroinvertebrados se abordó excluyendo las variaciones que pueden ser atribuidas a las características ambientales distintivas de cada sistema, y se tomaron en cuenta solamente los efectos similares en ambos ambientes invadidos AR (río) y RM (embalse), respecto a sus homólogos no invadidos FN y PL.

Por ejemplo, no se encontró una relación de riqueza, diversidad y densidad de macroinvertebrados, respecto a la invasión de *Corbicula fluminea*. La riqueza fue mayor en los sitios AR (invadido) y PL (no invadido), que son además de mayor productividad (Cla), de acuerdo al nMDS, y mayor aporte de nitrógeno desde la cuenca, como se analizó en el Capítulo 2. Otros índices como Shannon y equitatividad, también mostraron mayores valores en estos sitios. Este patrón podría deberse a que las cargas de nutrientes pueden influir en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados como consecuencia de una mayor disponibilidad de alimentos por estimulación de la producción primaria (Zhang et al. 2014), quizá particularmente importante para estos ambientes patagónicos habitualmente oligotróficos (Díaz et al. 2007). La hipótesis de productividad intermedia predice que la diversidad de especies se maximiza en algún nivel intermedio de productividad, en el que se reduce la competencia por el alimento y se promueve la coexistencia de especies potencialmente competidoras (Widdicombe y Austen 2001).

La densidad, además, fue mayor significativamente mayor en los sitios de río AR y FN de acuerdo al ANOVA de tres factores (Figura 3.3). Esta relación de la densidad total con los sitios de río también observado en el nMDS (correlación del eje horizontal con la densidad) (Figura 3.6), posiblemente relacionado con el tipo de sedimentos de estos sitios, más gruesos respecto a los sitios de embalses. La menor densidad de macroinvertebrados observada en los sitios de embalse puede estar relacionada con las propias características de estos ambientes. Por un lado, los ambientes lénticos se caracterizan por acumulación de sedimentos finos (típicos de los ambientes deposicionales de embalses) (ver Capítulo

2) que tienen menor retención de partículas gruesas de materia orgánica (Larrañaga et al. 2003), y además son menos colonizados por microalgas (Allan y Castillo 2007). Ambos, materia orgánica y microalgas pueden ser utilizados como recursos alimenticios por macroinvertebrados (Graça et al. 2004; Jun et al. 2011). Una menor disponibilidad de estos origina también reducción de la diversidad de macroinvertebrados comparado con sitios con partículas más gruesas (Larsen et al. 2011; Jones et al. 2012).

En la comparación de las densidades de los sitios de río, aunque la media de AR es mayor que FN, estas diferencias no fueron significativas, incluso FN mostró mayores valores en la estación verano respecto a AR. A su vez los valores significativamente menores de densidad en el sitio RM, respecto al sitio PL (ANOVA de dos factores), puede también estar relacionada con los menores valores de *Cl_a*, y no relacionada con la presencia de la invasión. Comparativamente la riqueza fue también mayor en los sitios AR y PL respecto a sus homólogos (FN y RM), favorecido probablemente por la mayor productividad de estos sitios.

Se detectaron cambios en la abundancia de algunos taxones en relación con la presencia de *C. fluminea* (Figura 3.9). Por ejemplo, los bivalvos nativos se observan en baja densidad o ausentes en los ambientes invadidos respecto a sus homólogos no invadidos. Existen varios mecanismos por los cuales los bivalvos invasores provocan una reducción en la abundancia de otros bivalvos. Por ejemplo, el mejillón cebra *Dreissena polymorpha* (Ward y Ricciardi 2007; Zaiko et al. 2009) al ser epibisado, evita que los unioides abran sus caparazones para respirar, alimentarse y reproducirse (Karatayev et al. 2007a).

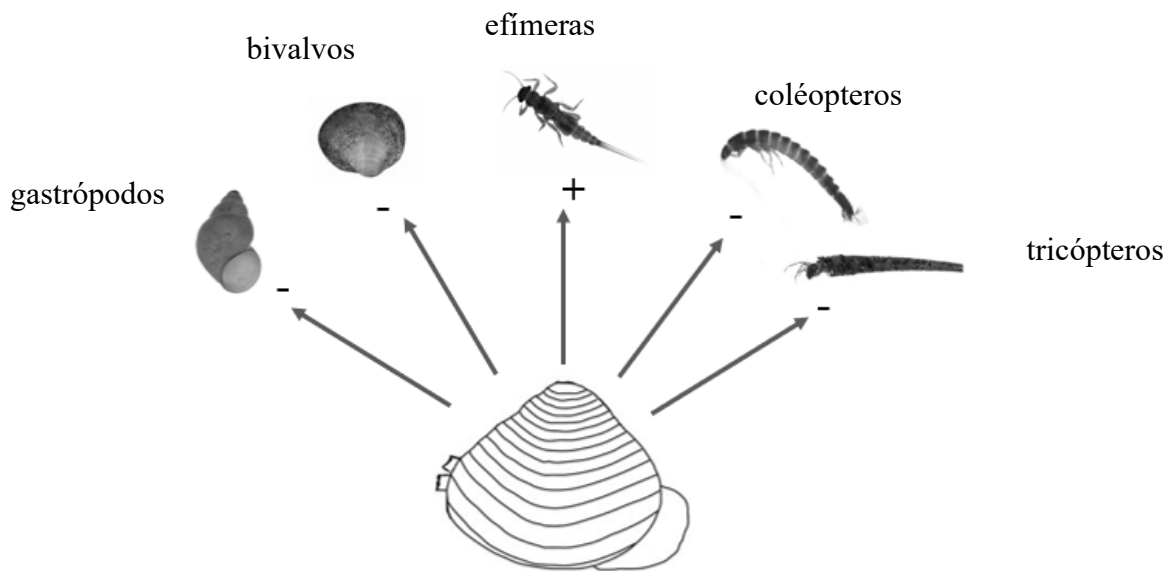


Figura 3.9 Principales efectos de *Corbicula fluminea* sobre taxones de macroinvertebrados. De izquierda a derecha: gastrópodos, bivalvos, efímeras, coleópteros y tricópteros. (+) y (-) indican aumento o disminución de taxones, respectivamente.

En general, la disminución o ausencia observada en algunos taxones, puede atribuirse a una competencia por el espacio y/o los recursos alimentarios (Strayer 1999; Novais et al. 2016). Las poblaciones de *Corbicula fluminea* en el río Limay no alcanzaron las abundancias descritas en localidades más al norte (ver Capítulo 1); la competencia, en ambientes oligotróficos como los estudiados en este trabajo de tesis, y que caracterizan la región en general (Díaz et al. 2007), parece estar relacionada más con los recursos que por el espacio. Cuando los recursos son limitados en la columna de agua, los bivalvos invasores, de rápido crecimiento, pueden afectar negativamente la supervivencia y el crecimiento de los bivalvos nativos (Crooks 2001; Ferreira-Rodríguez et al. 2017) y pueden tener una ventaja competitiva debido a su mayor plasticidad trófica (Novais et al. 2016). Esto se observó también en la disminución en abundancia relativa de los organismos colectores-filtradores en los sistemas invadidos, respecto a los no invadidos.

Además, esta especie puede producir impactos negativos en los bivalvos nativos a través de otros mecanismos, como la posible ingestión de gametas o larvas (Ferreira-Rodríguez et al. 2017). Las propias mortalidades masivas de *Corbicula*, que a veces ocurren por

disminución del flujo de agua, también causan mortalidad de bivalvos por toxicidad por amoníaco (Cherry et al. 2005).

La densidad de gastrópodos también puede verse variablemente afectada por la presencia de bivalvos invasores. Por ejemplo, el mejillón dorado puede afectar por incremento de ciertas especies [Río de la Plata (Darrigran et al. 1998)], o o disminución [Pantanal (Marçal y Tasso-Callil 2008)]; al igual que el mejillón cebrá en el hemisferio norte que también tiene efectos de incremento (Horvath et al. 1999; Mörtl y Rothhaupt 2003) o disminución (Zaiko et al. 2009) sobre esta malacofauna en particular. En el caso de gastrópodos raspadores, usualmente se ven favorecidos por la presencia de bivalvos, ya que estos aumentan la cantidad de algas de fondo, por incremento de la claridad del agua por su filtración (Uhde et al. 2012) y por la deposición de heces y pseudoheces, que enriquecen el contenido orgánico de los sedimentos bentónicos (Vaughn y Hakenkamp 2001) y proporcionan un recurso alimentario adicional para los invertebrados bentónicos (Roditi et al. 1997).

Sin embargo, los gastrópodos en general, y especialmente el raspador *Heleobia parchappii*, se vieron disminuidos en ambos sitios invadidos (AR y RM), lo que puede deberse también a un efecto competitivo por los recursos del fondo, por la capacidad de estas almejas para alimentarse por el pie (Reid et al. 1992; Hakenkamp y Palmer 1999). La alimentación pedal es el transporte de partículas sedimentadas a sus palpos labiales mediante tractos ciliares en el pie (en Way et al. 1990), que reduce la cantidad de bacterias bentónicas y diatomeas en el sedimento (Hakenkamp et al. 2001). Se ha sugerido que, mediante este mecanismo, estas almejas pueden explotar el sedimento como una fuente de nutrientes (Hakenkamp y Palmer 1999; Vaughn et al. 2008), incluso su propia materia depositada, y esta dejaría de estar disponible para otros taxones bentónicos (Werner 2008).

Las poblaciones de Ephemeroptera parecen haber aumentado a causa de la invasión (principalmente las especies recolectoras como *Penaphlebia chilensis*, *Americabaetis alphas*, *Camelobaetidus* sp., *Andiops torrens*, *Caenis gonseri*). Estas especies, utilizan desechos pequeños (materia orgánica en partículas finas), así como los desechos de materia orgánica particulada gruesa, el perifiton desprendido de los raspadores, las algas pequeñas y los desechos de los organismos aguas arriba (Vannote et al. 1980). Esto podría verse favorecido por las actividades de bioturbación de *C. fluminea* al revolver el contenido de los sedimentos. Por otro lado, las familias de efímeras, con ninfas recolectoras, como Baetidae (*Americabaetis alphas*, *Camelobaetidus* sp., *Andiops*

torrens) tienen una forma corporal hidrodinámica y son buenas nadadoras lo que permite mejores oportunidades en la búsqueda del alimento, escaso por la poca productividad de estos sitios y la presencia del competidor *C. fluminea*. Otra hipótesis es que las conchas vacías de *C. fluminea* pueden actuar como refugios para algunas especies bentónicas. Por ejemplo, la densidad de las efímeras *Caenis* spp., fueron significativamente mayores en cajas que contenían conchas de *C. fluminea* respecto a los otros tratamientos (Werner 2008).

La influencia de *C. fluminea* en la abundancia de coleópteros (taxones de Elmidae: *Luchoelmis* sp. RS, *Stehelmis* sp. RS *Austrelmis* sp. RS; Dytiscidae: *Lancetes* sp. DP y *Desmopachria* DP; Hydrophilidae: *Tropisternus* RS, *Berosus* sp. RC) fue negativa, ya que solo estuvieron presentes en los sitios no invadidos. Los élmidos, que son raspadores, solo estuvieron presentes en el sitio de río no invadido (FN), mientras que el resto con funcionalidad variada como depredador, raspador, recolector, solo estuvieron presentes en el sitio de embalse no invadido (PL) (Figura 3.9).

En ocasiones, la disminución de la abundancia de algunos taxones ha sido atribuida al impacto de bivalvos invasores, cuando esta puede en realidad reflejar los diferentes requisitos de hábitat de estos (Aldridge et al. 2007). Los sustratos fangosos asociados con hábitats lénticos, favorecen a Dytiscidae (Aldridge et al. 2007), mientras que los uniónidos, rara vez se encuentran en tales hábitats (Killeen et al. 2004). Esto pudo explicar la falta de simpatria entre ambos en este estudio sobre influencia de bivalvos en la diversidad de macroinvertebrados realizado en el Reino Unido (Aldridge et al. 2007). La baja representación de Elmidae en sitios con mejillones puede reflejar en realidad su requerimiento de aguas rápidas, lo que los excluiría de muchos sitios con estos bivalvos (Aldridge et al. 2007).

Esto no fue el caso de este estudio, en el que ambos sitios de río presentan aguas rápidas, y por otro lado ambos sitios de embalse presentan una composición del sedimento en la que predominan las partículas de pequeño tamaño (ver Capítulo 2), y élmidos y distícidos tuvieron menores valores de abundancia en los sitios invadidos de río y embalse, respectivamente. La invasión de bivalvos puede afectar variablemente la densidad de coleópteros, con efectos negativos, casuados por invasión de *Limnoperna fortunei* en lagunas que bordean el río Paraguay (Marçal y Tasso-Callil 2008) o positivos, con la invasión de *Dreissena polymorpha* (Horvath et al. 1999; Zaiko et al. 2009).

En tricópteros también se observó influencia neta negativa, aunque fue menos marcada que para el resto de los grupos. Los taxones que más evidentemente diferenciaron sitios

invasivos de no invasivos de acuerdo al análisis SIMPER fueron *Atopsyche* sp. DP, y *Brachysetodes* sp. RC (abundantes en los sitios no invasivos FN y PL) y *Smicridea* (*Rhyacophylax*) *murina* CF (abundante en el sitio invasivo AR), que al igual que en coleópteros mostraron diversas funcionalidades, con depredadores, recolectores y colectores-filtradores.

La presencia de *Corbicula fluminea* podría afectar los ensamblajes de macroinvertebrados al disminuir la disponibilidad del alimento, sobre todo de las partículas algales o materia orgánica, tanto del plancton como del sedimento. La competencia por los recursos, podría ser la causante de la disminución de la densidad de algunos taxones en particular y del grupo funcional colectores-filtradores. Sin embargo, como se observó, la densidad de algunos grupos como raspadores o recolectores, disminuyó o aumentó en presencia de esta especie, probablemente relacionado con las estrategias para obtener el alimento (por ejemplo, algunos raspadores gastrópodos tienen muy poca movilidad, comparado con algunas efímeras raspadoras). El efecto en algunos depredadores de ciertos grupos, puede estar relacionado con el impacto en las cadenas tróficas, al disminuir las densidades de algunos consumidores primarios por competencia.

Conclusiones

- La presencia de *Corbicula fluminea* no tuvo influencia en la densidad total y diversidad de macroinvertebrados, que estuvieron positivamente relacionadas con la productividad de los sitios.
- Algunos taxones como gastrópodos, bivalvos, coleópteros y tricópteros presentaron valores de densidad menores en los sitios donde la especie invasora estuvo presente, probablemente debido a la competencia por el recurso alimento en estos ambientes patagónicos habitualmente poco productivos.
- La deposición de heces y pseudoheces de *C. fluminea* habitualmente enriquecen el contenido orgánico de los sedimentos bentónicos y proporcionan un recurso alimenticio adicional para otros macroinvertebrados. Sin embargo, la alimentación pedal que estos bivalvos realizan podría funcionar como una estrategia en sitios poco productivos. Este consumo reduce estos recursos del sedimento, que dejan de estar disponibles para algunos de estos macroinvertebrados bentónicos, lo que también explicaría a posible disminución de algunos taxones en asociación con la presencia del bivalvo.

- *Corbicula fluminea* solo pareció al grupo funcional colectores-filtradores, por disminución de estos, probablemente también debido a la competencia por los pocos recursos del plancton, en estos ambientes con tendencia a la oligotrofia.
- El aumento de valores de densidad de efímeras, que se componen de variados grupos funcionales, sugiere que aún a pesar de reducir los recursos del fondo, *Corbicula fluminea* puede favorecer con su actividad bioturbadora en algunos casos, a taxones de alta movilidad, con mayores facilidades de obtención del alimento.

CAPÍTULO 4 Impacto de *Corbicula fluminea* en los ensambles de fitoplancton y fitobentos

Introducción

Los bivalvos invasores pueden alterar los ecosistemas acuáticos mediante la eliminación de materia orgánica y partículas de la columna de agua, aumentando la profundidad de la penetración de la luz y la disponibilidad de nutrientes (Strayer et al. 1999; De Stasio et al. 2008; Darrigran y Damborenea 2011). Este fenómeno influye en los ensamblajes de productores primarios del ecosistema y, en particular, en las microalgas del fitoplancton y el fitobentos (Yamamuro y Koike 1993; Patrick et al. 2017; Coelho et al. 2018; Vaughn y Hoellein 2018). Esto puede ocurrir de forma directa por su consumo de partículas algales del plancton durante la filtración (Strayer et al. 1999), que a su vez puede ser selectiva en función del tamaño del fitoplancton, el contenido nutricional o la toxicidad (Liu et al. 2009; Vaughn y Hoellein 2018).

Se ha sugerido que cualquier conjunto de bivalvos puede influir significativamente en las concentraciones de fitoplancton cuando las tasas de filtración son grandes en relación con el suministro de alimentos (Dame 1996; Strayer et al. 1999). En ocasiones, la disminución del fitoplancton causada por bivalvos puede ser muy marcada (Cloern 1982; Carlson et al. 1984; Cohen et al. 1984; Sousa et al. 2008b), llegando a la oligotrofia biológica (disminución de *Chl a*) (Cohen et al. 1984; Phelps 1994; Welker y Walz 1998). Se ha documentado una disminución de hasta un 40 a 60% en un tramo de 30 km del río Potomac, EEUU, causados por el impacto de la filtración por *C. fluminea*, que alcanzaba en esta zona valores biomasa medios entre 500-3.000 g/m² (peso húmedo, valvas incluidas) (Phelps 1994).

El papel de los bivalvos respecto a la comunidad de fitoplancton, está relacionado no solo con su herbivoría mediante filtración, sino también con la liberación de nutrientes inorgánicos (principalmente como amonio), mediante excreciones, que los productores primarios pueden absorber fácilmente (Bartoli et al. 2003; Ruginis et al. 2014). Esto estimula la productividad primaria del fitoplancton (Phelps 1994, Yamamuro y Koike, 1993; Dame 1996; Kautsky y Wallentinus 1980; Prosch y McLachlan 1984), que puede alcanzar tasas altas (Morimoto et al. 1977). Posiblemente esta liberación de nutrientes también pueda suprimir la floración de cianobacterias al excretar nutrientes de alto N/P (Yamamuro y Koike 1993) [cuando los sistemas están limitados por N, las cianobacterias competitivamente tienen ventaja al ser fijadoras de este nutriente (Tilman et al. 1982)].

Sin embargo, el efecto de *C. fluminea* sobre la disponibilidad de nutrientes, con el consecuente efecto sobre los productores primarios, incluidas las algas de fitoplancton o

fitobentos, puede ser variado. En casos de embalses poco profundos, se ha registrado o bien un efecto de disminución de los nutrientes como consecuencia de que la especie los filtra de la columna de agua (Patrick et al. 2017) o, por el contrario, un aumento cuando por bioturbación los nutrientes son transferidos del sedimento a la columna de agua (Coelho et al. 2018). Independientemente de la direccionalidad, las alteraciones en las concentraciones de nutrientes de la columna de agua como resultado de la presencia de *C. fluminea* podrían afectar la estructura de los ensamblajes microalgales (Yamamuro y Koike 1993; Patrick et al. 2017; Coelho et al. 2018).

La influencia de las actividades de *C. fluminea* también afecta los ensamblajes microalgales del bentos, al cambiar la vía energética principal del sistema pelágico a bentónico (principalmente por filtración y excreción) en función de las concentraciones de nutrientes (Vaughn y Hoellein 2018). Por una parte, la filtración del seston de la columna de agua por parte de los bivalvos aumenta de intensidad de la radiación fotosintéticamente activa que alcanza el fondo (Newell et al. 2002). A ello se suma la biodepositación de nutrientes en los sedimentos (Newell et al. 2002). Todo ello tiene la capacidad de incrementar la abundancia de fitobentos y perifiton (Phelps 1994; Karatayev et al. 1997; Newell et al. 2002). El traslado de la producción primaria al bentos, también puede favorecerse por que la mayoría de las células de fitoplancton ingeridas por *C. fluminea* son excretadas como pseudoheces (Hill y Knight 1981; Vaughn y Hakenkamp 2001), que indican que el fitoplancton no se digirió completamente (Way et al. 1990). Muchas de estas células permanecen viables al ser liberadas en la superficie del sedimento (Magri et al. 2018).

El objetivo de este capítulo fue analizar el impacto de las actividades de *C. fluminea* en la composición y estructura de los ensamblajes de fitoplancton y fitobentos en el río Limay.

Materiales y métodos

Muestreo e identificación de microalgas

El fitoplancton se muestreó con una red de fitoplancton (malla de 20 μm) con que se filtró el agua superficial en cada sitio de muestreo. Las muestras se fijaron con formaldehído (4%). En ambientes lóticos la red se dejó extendida 2 minutos a contracorriente, mientras que en embalses se la arrastró horizontalmente por la columna de agua durante 5 minutos, en trayectorias paralelas a la orilla. Las redes de plancton tienen la gran ventaja de concentrar previamente la muestra de plancton durante la recolección y, por lo tanto, son

muy útiles en aguas oligotróficas (Francoeur et al. 2013), como es el caso de varios sitios del Limay en general.

Se muestreó además el fitobentos según los protocolos de muestreo y análisis de fitobentos de la Directiva del Marco del Agua (DMA 2005). Se seleccionaron de 5 a 10 rocas dependiendo del tamaño, preferentemente de zonas adecuadas (permanentemente inundadas, soleadas y con aguas corrientes si las había). Se cepilló una superficie total de aproximadamente 100 cm² y se aclaró en un recipiente con 50 ml de agua. La muestra de algas compuestas se mezcló mecánicamente para romper grandes filamentos y colonias.

Para la identificación de las microalgas y cianoprocariontes se usó la bibliografía apropiada (Huber-Pestalozzi 1955; Bourrelly 1972; Komárek y Fott 1983; Krammer y Lange-Bertalot 1986; Lee 2008; Bellinger y Sigee 2011; Sant'Anna et al. 2012). También se consultó la publicación electrónica mundial AlgaeBase (Guiry y Guiry 2020). Las especies fueron clasificadas según Ruggiero et al. (2015), que representa una opinión de consenso sobre los límites entre los taxones principales, incluidos los reinos.

El término "algas" no es estrictamente taxonómico e incluye a organismos incluidos en diferentes filos, e incluso reinos, con especies procariontes y eucariotas (Guiry y Guiry 2020). Se resaltó el valor de las especies o grupos de algas como indicadores de condiciones ambientales y sus aspectos funcionales en los ambientes, evitando, los debates sobre su sistemática. Por otro lado, como en estudios de microalgas, el conteo de colonias (por ejemplo, las cianobacterias o diatomeas coloniales) como unidades individuales puede tener un alto coeficiente de variación entre los análisis, se utilizó el conteo de células individuales (Vuorio et al. 2007).

Grupos funcionales

Las especies se clasificaron de acuerdo al enfoque de grupos funcionales (GF) diferenciados por rasgos o adaptaciones especializadas (Reynolds et al. 2002; Reynolds 2006; Padisák et al. 2009; Borics et al. 2016). La aplicación de este enfoque ha demostrado ser más útil para fines ecológicos que el enfoque taxonómico (Kruk et al. 2002; Salmaso y Padisák 2007; Padisák et al. 2009). El mundo real del fitoplancton es una combinación de deficiencias de diferente intensidad y frecuencia, especialmente respecto a la disponibilidad y accesibilidad de los recursos de nutrientes y la energía solar necesaria para procesarlos (Reynolds 2006). Las adaptaciones especializadas, tanto en términos de respuestas fisiológicas a la escala del ciclo de vida, como de los rasgos distinguidos en las escalas evolutivas, pueden aumentar la aptitud relativa de algunas

especies a lo largo de gradientes particulares de variabilidad ambiental, pero ninguna se adapta bien a todas las condiciones (Reynolds 2006).

En 2002 la lista constaba de términos alfanuméricos (A-Z) para 31 GF diferenciados por rasgos (Reynolds et al. 2002). Inicialmente este código alfanumérico se asignó en bloques para reflejar los cambios estacionales (A–D para floraciones primaverales, E–H para ensambles del inicio de la estratificación de verano, etc.) y dentro de cada bloque, las 'preferencias' tróficas fueron también distinguidas (por lo que B → E → L → N podría representar la progresión estacional en un lago templado mesotrófico y C → G → M → P resumiría un sistema más eutrófico (Reynolds et al. 2002). En 2009 Padisák et al. reajustaron esta lista con base a los 63 artículos en la temática publicados hasta ese momento, mediante una revisión crítica de la autoecología de las especies de cada grupo. En este trabajo de tesis se revisaron especialmente esta última clasificación, más algunos aportes de Borics et al. (2016).

Para la clasificación funcional de las algas del fitobentos, se empleó el segundo de los enfoques recomendado por Tapolczai et al. (2016). Estos autores revisaron los últimos intentos de clasificación basados en rasgos, y recomiendan la misma clasificación de grupos funcionales del fitoplancton, debido a que los criterios de clasificación se basan no solo en características morfológicas, sino también estructurales, funcionales, ecológicas (por ejemplo, preferencias tróficas), del hábitat y de la taxonomía. Se consultaron por tanto las clasificaciones según características funcionales de especies realizadas por diversos autores (Reynolds et al. 2002; Reynolds 2006; Padisák et al. 2009; Kelly 2012a,b; Law et al. 2014; Borics et al. 2015; B-Béres et al. 2016; Lange et al. 2016). Se complementaron con análisis multivariados aplicados a las especies y características ambientales de los sitios, lo que habitual para definir la ecología de las especies y su pertenencia a determinado GF (Reynolds et al. 2002).

Análisis de los datos

En la cuantificación del fitoplancton y fitobentos se reportó la abundancia relativa de taxones, expresada en porcentaje, respecto a un mínimo de 300 “unidades de células” de algas contadas (Stevenson y Bahls 1999; Biggs y Kilroy 2000; Acker 2002). La riqueza especies se usó como proxy de la biodiversidad,

Se aplicó un Análisis de Correspondencia (AC) mediante el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2014), para evaluar las relaciones entre las especies de microalgas y los sitios invadidos y no invadidos. Solo se incluyeron las especies con valores de abundancia

mayor o igual a 1 %. Estos análisis han encontrado un amplio uso en la limnología, principalmente para identificar gradientes ambientales en un conjunto de datos (Rodrigues y Ferragut 2013).

Resultados

Composición de los ensambles de fitoplancton y fitobentos

Los ensambles de microalgas de los sitios de río y embalses del río Limay, se caracterizaron por una riqueza total (S) de 63 taxones (44 y 38 en fitoplancton y fitobentos, respectivamente (Tabla 4.1). Estos taxones estuvieron distribuidos dentro de nueve clases Cyanophyceae, Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Xanthophyceae, Dinophyceae, Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvophyceae y Conjugatophyceae. (Figura 4.1). La clase más diversa y también la más abundante (excepto en el fitobentos del sitio de río FN) fue Bacillariophyceae (diatomeas) (Tabla 4.1, Figura 4.1). Otras clases relativamente abundantes fueron Chlorophyceae y Cyanophyceae. Aunque en las muestras del plancton del embalse RM destacó la abundancia de Chrysophyceae.

Las especies más abundantes del plancton en ambos sitios de río fueron las diatomeas *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria construens*, *Melosira varians* y la clorófito *Shroederia cf. setigera* (Tabla 4.1). En el embalse RM, las especies más abundantes fueron *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria crotonensis* y la crisófito *Dinobryon* sp. En cambio, en el embalse PL las especies más abundantes fueron las diatomeas *Aulacoseira granulata* y *Fragilaria construens*, y las clorófitas *Pandorina morum*, *Sphaerocystis cf. schroeteri* y *Dictyosphaerium* sp.

En el bentos, se observó una predominancia muy alta de *Fragilaria construens* en los sitios invadidos AR (río) y RM (embalse) con valores de abundancia relativa de 80,5 % y 56,5 % respectivamente (Tabla 4.1). La segunda especie más abundante del sitio AR fue *Aulacoseira granulata*. En el embalse RM además de esta última especie, la cianobacteria *Lyngbya* sp. tuvo también altos valores de abundancia. En los sitios no invadidos FN (río) y PL (embalse) otras especies mostraron altos valores de abundancia. En FN predominaron *Lyngbya* sp., *Nitzschia palaea*, *Chlamydomonas* sp., *Oedogonium* sp. En PL predominaron *Anabaena* sp., *Epithemia adnata* y *Fragilaria construens*.

La riqueza del fitoplancton fue menor en los sitios FN y RM, no invadido e invadido respectivamente, y similar para el sitio de río invadido AR y el sitio de embalse no invadido PL. La riqueza específica de microalgas del bentos fue menor en los sitios

invasidos (S= 15 y 14 en AR y RM respectivamente), en relación con los sitios no invasidos, con mayores niveles de diversidad (S= 27 y 31 en FN y PL respectivamente).

Tabla 4.1 Lista de grupos y abundancias relativas medias, expresada en porcentaje, de los taxones de microalgas de fitoplancton y fitobentos de sitios de río (invasido Arroyito: AR, no invasido Fortín Nogueira: FN) y embalses (invasido Ezequiel Ramos Mexía: RM, no invasido Pichi Picún: PL), del río Limay (los taxones más abundantes en negrita). GF: Grupos funcionales (GF) diferenciados por rasgos de acuerdo con Reynolds et al. (2002), Reynolds (2006), Padišák et al. (2009) y Borics et al. (2016), ver Anexo 3 para los códigos de GF.

	GF	Fitoplancton				Fitobentos			
		AR	FN	RM	PL	AR	FN	RM	PL
SUPERREINO PROKARYOTA									
Phylum Cyanobacteria [= Cyanophyta]									
Clase Cyanophyceae [= Phycobacteria]									
<i>Anabaena</i> sp.	H ₁	8,0	5,7	3,4					21,9
<i>Lyngbya</i> sp.	MP					10,7	20,7		8,6
SUPERREINO EUKARYOTA									
REINO CHROMISTA									
Phylum Ochrophyta [= Heterokontophyta p.p.]									
Clase Bacillariophyceae [= Diatomeae]									
<i>Achnantes minutisimun</i>	MP	0,2							0,7
<i>Asterionella</i> sp.	C		0,6	0,2	0,8				
<i>Aulacoseira granulata</i>	P	21,7	27,6	29,2	16,0	10,7	4,1	11,9	6,5
<i>Cocconeis placentula</i>	MP	0,1				0,3	0,9	0,8	0,7
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	C				0,1	0,1		0,3	
<i>Cyclotella ocellata</i>	B						0,9		0,2
<i>Cymatopleura solea</i>		0,2							0,7
<i>Cymbella cystula</i>	MP					0,1	0,4	0,3	1,5
<i>Cymbella</i> sp.		0,3					0,2		
<i>Cymbella prostrata</i>	MP					2,1	0,9	1,3	0,4
<i>Denticula</i> sp.							0,2		
<i>Diatoma vulgare</i>	C								1,3
<i>Diatoma tenuis</i>	C						2,4		
<i>Diploneis</i> sp.						0,1	0,2		0,2
<i>Epithemia adnata</i>		8,0				0,3	1,7	0,8	12,5
<i>Epithemia sorex</i>		8,0	0,3	4,0		1,3	0,9	1,3	7,5
<i>Fragilaria construens</i>	MP	10,3	10,3		25,9	80,5	0,9	56,5	17,0
<i>Fragilaria crotonensis</i>	P	0,9	0,3	47,7	2,3	2,1			0,2
<i>Fragilaria ulna</i>	P		0,3				0,7		0,2
<i>Fragilaria vaucheriae</i>	P				0,1		0,4		
<i>Gyrosigma acuminatum</i>									0,2

<i>Gyrosigma</i> sp.		0,2						0,2
<i>Gomphoneis herculeana</i>	MP				1,1	0,4	2,9	
<i>Gomphonema</i> sp.	MP	0,4			0,3	6,1		0,2
<i>Gomphonema truncatus</i>	MP		0,3					0,2
<i>Melosira varians</i>	T _B	22,5	31,6	1,9				
<i>Navicula</i> sp.	MP	0,1				0,4	0,8	1,7
<i>Navicula cryptocephala</i>	MP			0,2	0,3	0,9		0,7
<i>Nitzschia</i> sp.	T _B	0,1			0,4	2,0	1,8	2,2
<i>Nitzschia acicularis</i>	T _B			0,7				
<i>Nitzschia linearis</i>	T _B		0,3	0,4		0,4		0,9
<i>Nitzschia palaea</i>	T _B					15,2		
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	T _B							
<i>Pinnularia maior</i>						0,2		0,2
<i>Rhizosolenia</i> sp.	A							
<i>Rhopalodia gibba</i>		0,6	0,3	0,1	0,4	0,9	0,3	6,5
Clase Chrysophyceae								
<i>Dinobryon</i> sp.	E	0,2		15,0	0,2			
Clase Xanthophyceae								
<i>Tribonema</i> sp.	T	2,4						
<i>Vaucheria</i> sp.				0,1				
Phylum Miozoa								
Clase Dinophyceae								
<i>Ceratium hirundinella</i>	L _O	0,2		0,2	1,0			
<i>Peridinium</i> sp.	L _O				0,1			
REINO PLANTAE								
Phylum Chlorophyta								
Clase Chlorophyceae								
<i>Chlamydomonas</i> sp.	X ₃					20,7		
<i>Desmodesmus</i> sp.				0,3				
<i>Gonium</i> sp.	W ₁			1,3				
<i>Oedogonium</i> sp.		0,6				23,9		0,2
<i>Pandorina morum</i>	G	0,7		1,8	18,0			
<i>Phacotus lenticularis</i>	X _{PH}					3,5	0,5	
<i>Pseudopediastrum</i> sp.								3,0
<i>Schroederia cf. setigera</i>	X ₃	25,6	20,5					0,4
<i>Sphaerocystis cf. schroeteri</i>	F				11,9			
<i>Volvox</i> sp.	G				4,1			
Clase Trebouxiophyceae								
<i>Dictyosphaerium</i> sp.	F			0,8	9,5			
<i>Aktinastrum</i> sp.	J		0,9					
Clase Ulvophyceae								
<i>Cladophora</i> sp.								3,2
Phylum Charophyta								
Clase Conjugatophyceae [= Zygnematophyceae]								
<i>Closterium</i> sp.	P							0,2
<i>Cosmarium</i> sp.	N		0,6					
<i>Mougeotia</i> sp.	T			1,3	4,4			

<i>Sphaeroszma cf. vertebratum</i>			0,2
<i>Spirogyra sp.</i>		4,8	0,8
<i>Staurastrum cf. planctonicum</i>	P	0,6	

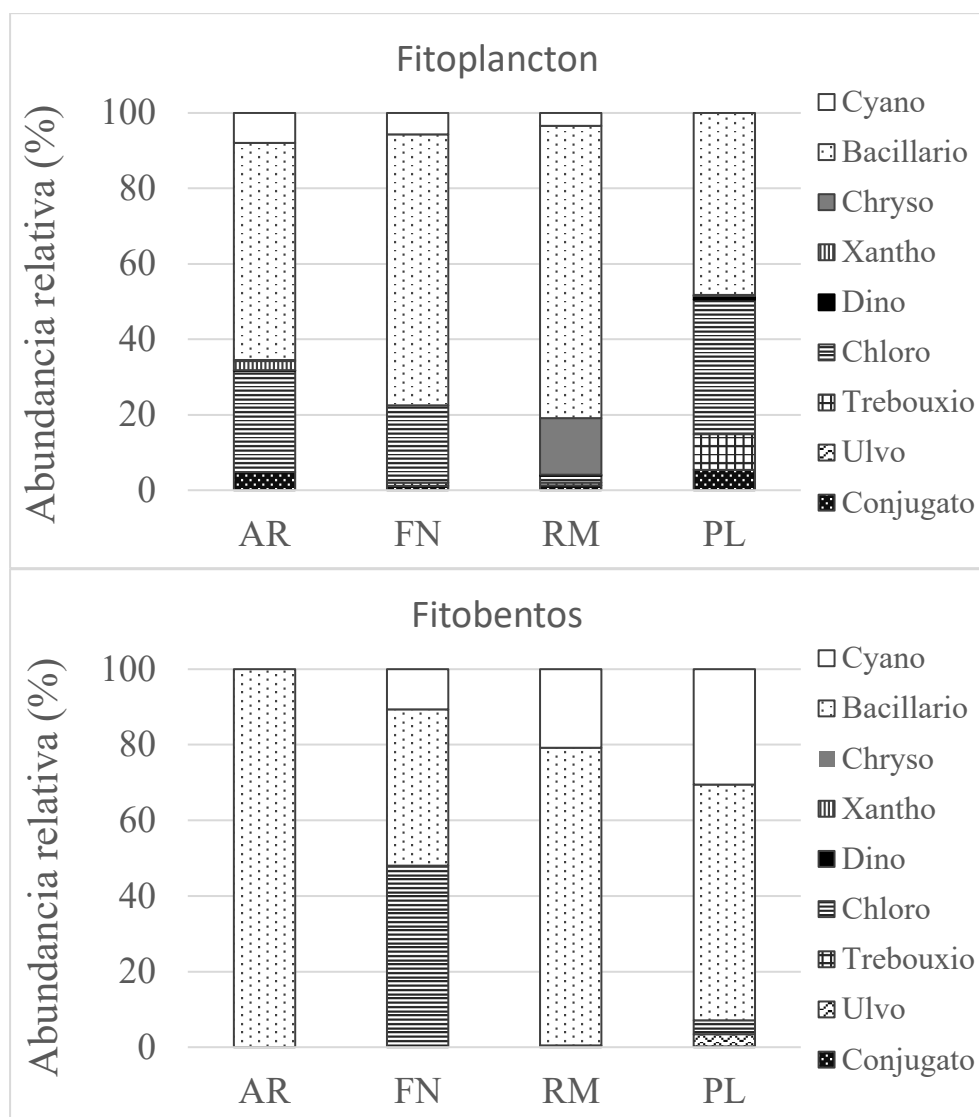


Figura 4.1 Abundancias relativas de grupos de algas del fitoplancton y fitobentos de de sitios de río Arroyito (AR) y Fortín Nogueira (FN), invadido y no invadido respectivamente, y sitios lénticos: embalses Ezequiel Ramos Mexia (RM) y Pichi Picún Leufú (PL), invadido y no invadido respectivamente. Cyano: Cyanophyceae, Bacillario: Bacillariophyceae, Chryso: Chrysophyceae, Xantho: Xanthophyceae, Dino: Dinophyceae, Chloro: Chlorophyceae, Trebouxio: Trebouxioophyceae, Ulvo: Ulvophyceae, Conjugato: Conjugatophyceae.

Grupos funcionales

Respecto a la abundancia relativa de los grupos funcionales (GF) del fitoplancton, se observó una predominancia del grupo P, característico de una columna de agua poco

profunda y con mezcla, en todos los sitios, especialmente en el sitio del embalse invadido RM. Los sitios de río invadido y no invadido AR y FN respectivamente, tuvieron una composición funcional similar con los grupos predominantes: P; T_B y X₃ (Figura 4.2) (ver características de cada GF del código alfanumérico A-Z en Anexo 3).

La composición funcional entre los sitios de embalse fue muy diferente. En el embalse invadido RM, se registró una alta predominancia de los grupos funcionales P y E, mientras los grupos H₁, T tuvieron menores valores. El embalse no invadido PL presentó los grupos MP, P, F y G con similares valores de abundancia relativa, mientras que T y T_B, fueron menos abundantes. Otros grupos con bajos valores fueron W₁ y L_O. En general, este embalse PL registró la mayor representatividad funcional respecto a las algas del fitoplancton (Figura 4.2).

En tanto, la composición funcional de los ensambles de microalgas del fitobentos por sitios mostró diferencias respecto a lo encontrado para el fitoplancton. Aunque los grupos MP también predominaron en todos los sitios, la mayor similitud estructural funcional de los ensambles se encontró para los sitios invadidos, en donde la abundancia relativa de este grupo fue similar en AR y RM. El grupo P fue relativamente abundante, con similares valores en AR y RM. En el embalse RM el grupo T_B registró 2,6 % de abundancia relativa, y el resto de los grupos funcionales registraron valores menores a 1 % en ambos sitios.

Los sitios no invadidos FN y PL mostraron una mayor diversidad funcional del fitobentos, aunque los grupos difieron entre ambos sitios. En el sitio de río FN los grupos MP, T_B y X₃ tuvieron similares valores de abundancia, mientras que los grupos P, C y X_{PH} tuvieron más bajos valores. En el sitio de embalse no invadido PL, los grupos MP y H₁ fueron los más abundantes, y otros grupos menos representativos fueron P, T_B y C (Figura 4.2).

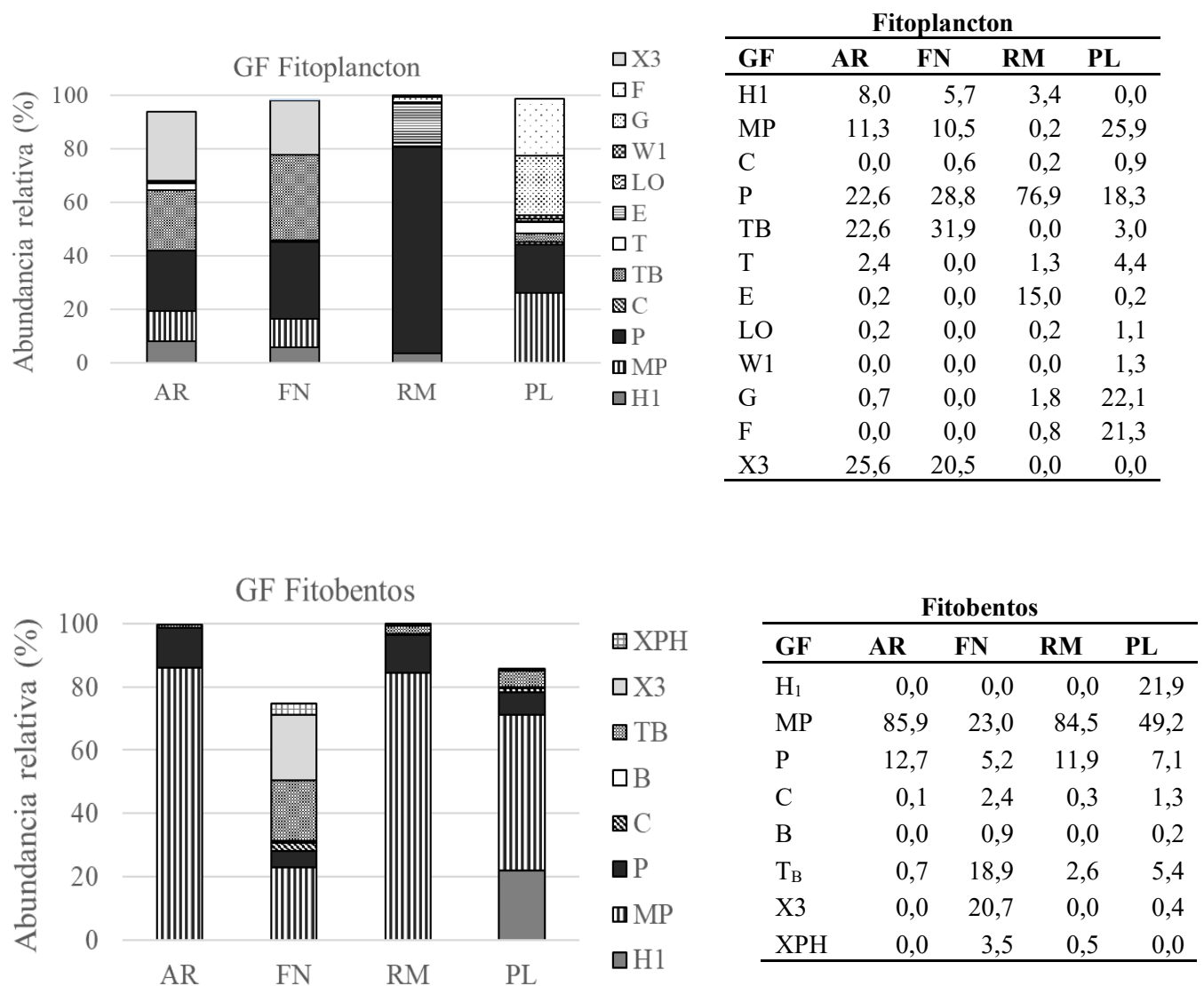


Figura 4.2 Abundancia relativa* de grupos funcionales de algas del fitoplancton (arriba) y fitobentos (abajo) de sitios de río (AR, invadido y FN, no invadido), y sitios lénticos (RM, invadido y PL, no invadido). *Los gráficos no alcanzan el 100% porque no todas las microalgas tienen clasificación funcional en la literatura consultada. Los valores se muestran en las tablas de la derecha de cada gráfico.

Relación de las algas con el ambiente y la invasión de *C. fluminea*

El ordenamiento multivariado por análisis de correspondencia (AC) de los cuatro sitios estudiados, basado en la abundancia de especies del fitoplancton, dio como resultado una alta similitud entre los sitios de río, que se ubicaron en posiciones cercanas (Figura 4.3, Tabla 4.2), aún cuando en uno de ellos (AR) se observa una población de *Corbicula*

fluminea. Los sitios de embalse, no obstante, se ubicaron en sitios distantes del gráfico de ordenamiento, lo que indica que difieren en la composición de especies de fitoplancton.

El Análisis de Correspondencia (AC) para los ensambles de microalgas del fitoplancton, mostró que los sitios de río AR y FN, comparten abundancias similares de *Melosira varians*, *Schroederia* cf. *setigera*, *Spirogyra* sp., *Tribonema* sp. y *Anabaena* sp. Por otro lado, los sitios de embalse RM y PL, invadido y no invadido respectivamente, tuvieron diferencias respecto a los sitios de río, pero también fueron diferentes entre sí de acuerdo al AC (Figura 4.3, Tabla 4.2). El sitio de embalse invadido RM está asociado con abundancia de las especies *Fragilaria crotonensis* y *Dinobryon* sp. mientras que el sitio de embalse no invadido (PL) con *Ceratium hirundinella*, *Gonium* sp., *Volvox* sp., *Pandorina morum*, *Dictyosphaerium* sp., *Sphaerocystis* cf. *schroeteri* y *Mougeotia* sp. (Figura 4.3).

El ordenamiento multivariado basado en las especies de fitobentos, por su parte, arrojó resultados de gran valor para este trabajo. Se observa que los sitios invadidos, AR y RM, aún cuando presentan características ambientales muy diferentes, se asemejan en la composición de algas bentónicas y se diferencian de las otras dos localidades estudiadas, FN y PL (Figura 4.4, Tabla 4.2). Los sitios AR y RM (invadidos), mostraron relación con las diatomeas coloniales *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria construens*, *Fragilaria crotonensis* y *Gomphonema herculeana* (Figura 4.4). Por su parte, los sitios FN y PL, no invadidos fueron diferentes a los sitios invadidos homólogos y también mostraron diferencias entre ellos (Tabla 4.2, Figura 4.4). FN tuvo relación con las especies *Gomphonema* sp., *Oedogonium* sp., *Phacotus lenticularis*, *Nitzschia palaea*, *Diatoma tenuis* y *Chlamydomonas* sp. El sitio de embalse PL tuvo relación con las especies *Epithemia adnata*, *Rhopalodia gibba*, *Epithemia sorex*, *Cymbella cystula*, *Navicula* sp., *Nitzschia linearis*, *Pseudopediastrum* sp. y *Cladophora* sp.

Tabla 4.2 Resumen Análisis de Correspondencia (AC) para los ensambles de microalgas de fitoplancton y fitobentos de los sitios de río (invadido Arroyito: AR, no invadido Fortín Nogueira: FN) y embalses (invadido Ezequiel Ramos Mexía: RM, no invadido Pichi Picún Leufú: PL), del río Limay.

AC Fitoplancton					Coordenadas de los sitios			
Ejes	Autovalor	Inercias	Chi-Cuadrado	%	AR	FN	RM	PL
1	0,77	0,6	232,49	50,6	-0,55	-0,53	1,31	-0,26
2	0,73	0,53	208,24	45,3	-0,53	-0,53	-0,18	1,24

AC Fitobentos					Coordenadas de los sitios			
Ejes	Autovalor	Inercias	Chi-Cuadrado	%	AR	FN	RM	PL
1	0,85	0,73	283,53	56,7	-0,66	1,48	-0,44	-0,35
2	0,69	0,48	185,02	37	-0,6	-0,13	-0,4	1,17

Tabla 4.3 Abreviaturas de las especies de algas utilizadas en los Análisis de correspondencia de fitoplancton y fitobentos de los sitios del río Limay.

Especie	Abreviatura	Especie	Abreviatura
<i>Anabaena</i> sp.	Anab	<i>Gonium</i> sp.	Gonm
<i>Aulacoseira granulata</i>	Aulgr	<i>Lyngbya</i> sp.	Lyng
<i>Aulacoseira granulata</i>	Aulgr	<i>Melosira varians</i>	Melosv
<i>Ceratium hirundinella</i>	Cerath	<i>Mougeotia</i> sp.	Moug
<i>Chlamydomonas</i> sp.	Chlam	<i>Navicula</i> sp.	Nav
<i>Cladophora</i> sp.	Cladop	<i>Nitzschia</i> sp.	Nitsp
<i>Cymbella cystula</i>	Cymc	<i>Nitzschia linearis</i>	Nitlin
<i>Cymbella prostrata</i>	Cymp	<i>Nitzschia palaea</i>	Nitpal
<i>Diatoma tenuis</i>	Diatt	<i>Oedogonium</i> sp.	Oedog
<i>Diatoma vulgare</i>	Diatv	<i>Pandorina morum</i>	Pandm
<i>Dictyosphaerium</i> sp.	Dicty	<i>Phacotus lenticularis</i>	Phacot
<i>Dinobryon</i> sp.	Dinob	<i>Pseudopediastrum</i> sp.	Pseudp
<i>Epithemia adnata</i>	Ephad	<i>Rhopalodia gibba</i>	Rhop
<i>Epithemia sorex</i>	Ephsx	<i>Schroederia setigera</i>	Schrset
<i>Fragilaria construens</i>	Fgcons	<i>Sphaerocystis</i> cf.	
<i>Fragilaria crotonensis</i>	Fgcrot	<i>schroeteri</i>	Sphasch
<i>Gomphoneis</i>		<i>Spirogyra</i> sp.	Spirg
<i>herculeana</i>	Gomh	<i>Tribonema</i> sp.	Tribon
<i>Gomphonema</i> sp.	Gomp	<i>Volvox</i> sp..	Volvx

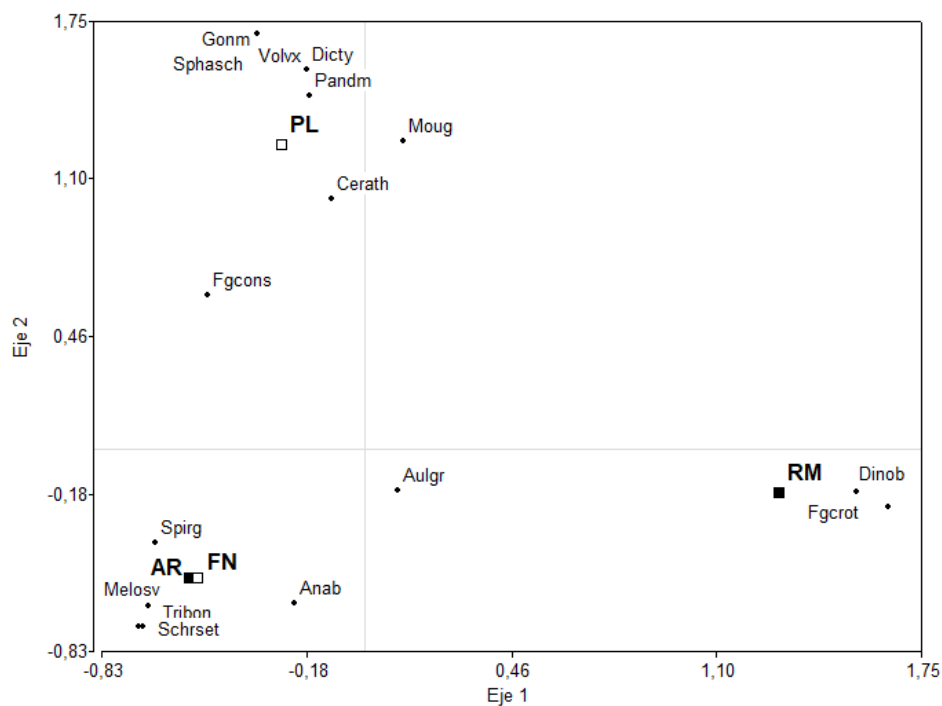


Figura 4.3 Análisis de correspondencia especies de algas del fitoplancton de sitios de río (AR, invadido y FN, no invadido), y sitios lénticos (RM, invadido y PL, no invadido). Abreviaturas de las especies en Tabla 4.3. Cuadrados negros y blancos para sitios invadidos y no invadidos, respectivamente.

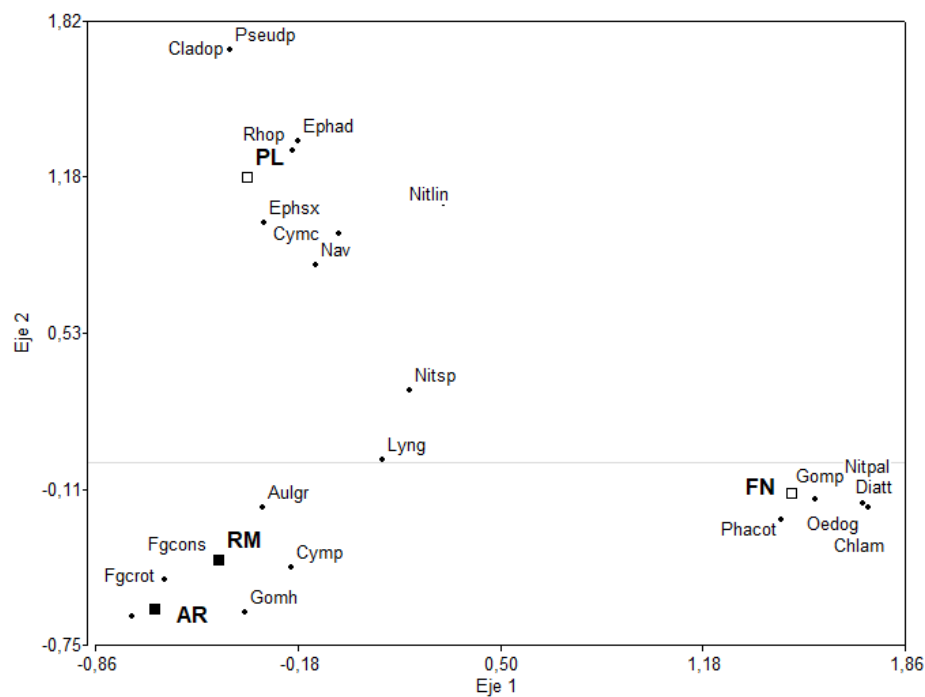


Figura 4.4 Análisis de correspondencia especies de algas del fitobentos de sitios de río (AR, invadido y FN, no invadido), y sitios lénticos (RM, invadido y PL, no invadido). Abreviaturas de

las especies en Tabla 4.3. Cuadrados negros y blancos para sitios invadidos y no invadidos, respectivamente.

Los datos primarios de este Capítulo 4 se pueden consultar en los enlaces del Anexo 2.

Discusión

La presencia de *Corbicula fluminea* en el río Limay parece estar relacionada con cambios en la composición de los ensamblajes de algas, especialmente del fitobentos. Respecto al fitoplancton, no se ha notado un claro impacto en los ambientes de río, a juzgar por la similitud, en relación a los ensamblajes del fitoplancton, entre AR y FN, sitios con y sin presencia de *C. fluminea*, respectivamente. Las principales características en común en estos sitios son el flujo de agua y tamaño de partícula de fondo más grandes que los sitios de embalse. Las diferencias entre ellos están probablemente relacionadas con una productividad mayor en el sitio invadido AR, respecto al no invadido FN (más información en el Capítulo 2). Los dos sitios de embalse (RM y PL), aunque mostraron diferencias respecto a los ensamblajes del fitoplancton, también se diferencian sustancialmente entre ellos y de los sitios de hábitats lóticos: RM tuvo mayor variabilidad hidrodinámica por variación de los niveles de agua, y el sitio PL tuvo mayor productividad, por mayor aporte de nitrógeno y materia orgánica de la cuenca (Capítulo 2). Otra de las posibles causas de la ausencia de un efecto notable de la presencia de *C. fluminea* en los ensamblajes del fitoplancton, son las bajas densidades observadas para las poblaciones, mucho menores que las de los sitios en los que la invasión tiene un marcado efecto sobre estas algas. Así sus efectos solo se puedan observar en su entorno inmediato (ensamblajes del fitobentos).

Efecto de la presencia de Corbicula fluminea en los ensamblajes de fitoplancton

Corbicula fluminea produce impactos en el fitoplancton, ya sea por cambios en la estructura de los ensamblajes de microalgas (Yamamuro y Koike 1993; Patrick et al. 2017; Coelho et al. 2018), o en general por disminución de su biomasa (Phelps 1994), pero en este estudio nada indicó la influencia de esta especie en el fitoplancton de los sitios invadidos del río Limay. Las características ambientales de los sitios por otro lado, como la productividad neta de los sistemas y la hidrodinámica, mostraron estrecha relación con la composición y estructura de los ensamblajes del fitoplancton.

Como se analizó en el Capítulo 2, la productividad (medida como concentración de *Cla*) estuvo relacionada con las características propias de los ambientes. Por un lado, los sitios de embalses tuvieron mayores valores de productividad primaria, respecto a los sitios de río. Esto se debe a que grandes cantidades de nutrientes se almacenan en partes del ecosistema que no están fácilmente disponibles para los productores (Wetzel 2001). Por otro lado, comparativamente también los sitios de río AR (invadido) y de embalse PL (no invadido) tuvieron mayores valores de *Cla*, que sus homólogos FN (río, no invadido) y RM (embalse, invadido), probablemente por el aporte de nitrógeno alóctono desde la cuenca (ver Capítulo 2).

Se pueden esperar dos efectos como consecuencia de la presencia de *C. fluminea* sobre el fitoplancton. Por una parte, podría disminuir la abundancia de algunos grupos como cianobacterias, por su excreción de nutrientes de alto N/P (Yamamuro y Koike 1993). Por la otra, aún siendo *C. fluminea* considerada una especie filtradora no selectiva (Lauritsen 1986; Way et al. 1990; Boltovskoy et al. 1995), se sabe que el rango de tamaño preferido para la ingestión está entre 1 μm y 20-25 μm (Way et al. 1990; McMahon y Bogan 2001), con un máximo informado de hasta 170 μm (Boltovskoy et al. 1995). Varias especies algales, principalmente coloniales, frecuentemente superan estas medidas, de manera que el consumo sería selectivo. Por otro lado, el consumo de microalgas puede afectar potencialmente la velocidad y dirección de la sucesión del fitoplancton al favorecer el desarrollo de ensamblajes dominados por especies resistentes (Sarnelle 1993), o pioneras que, en condiciones de perturbación de alta frecuencia, se establecen después de cada evento de perturbación (Lopes et al. 2009).

La composición de los ensamblajes de algas planctónicas puede estar predominantemente influenciada por características ambientales particulares de cada ecosistema acuático (Reynolds 2006). Los ensamblajes de fitoplancton de ambientes lóticos estudiados en este trabajo no parecen estar influenciados significativamente por la presencia de la almeja invasora *Corbicula fluminea*. Como consecuencia, se infiere que sus características están controladas mayormente por las variables ambientales mencionadas de los sitios. En particular, el tipo de ambiente lótico, con velocidad de la corriente originó una composición similar de especies/grupos funcionales de estos ensamblajes para los sitios de río AR y FN.

El AC, agrupó con estos sitios a las especies *Melosira varians*, *Tribonema sp.*, *Anabaena sp.*, *Schroederia cf. setigera* y *Spirogyra sp.* *Melosira varians* en especial corresponde funcionalmente al grupo funcional T_B (también predominante como grupo en estos sitios),

caracterizado por diatomeas epilíticas, de hábitats templados y ambientes altamente lóticos (Borics et al. 2007; Padisák et al. 2009). Esta especie es además ticoplánctonica, es decir que puede, fortuitamente, ser introducida al plancton desde hábitats adyacentes como son los epilíticos, por el efecto de las corrientes de estos ambientes lóticos (Reynolds 2006), como, por ejemplo, desde el sustrato de estos sitios (guijón en AR con 52,5% y bloque en FN con 40,0%), más gruesas que los sitios de embalse (ver Capítulo 2).

El grupo MP con similares valores de abundancia en ambos sitios de río (aproximadamente 10-11%), está constituido por algas meroplanctónicas (principalmente diatomeas) [organismos que son planctónicos durante una corta parte de su ciclo de vida, el resto de los cuales pasan en el bentos o en el perifiton (Reynolds 2006)], que pueden encontrarse accidentalmente en muestras de fitoplancton, e incluye especímenes metafiticos, perifíticos y epilíticos a la deriva en el plancton (Padisák et al. 2009). Por esto caracterizan frecuentemente lagos poco profundos turbios e inorgánicos agitados de hábitat templados (Padisák et al. 2006).

Tribonema sp. del grupo T (Reynolds et al. 2002) también son características de hábitats templados, persistentemente mezclados, en los que la luz es la restricción limitante (Padisák et al. 2009). El grupo abundante X₃ (Reynolds et al. 2002), con *Schroederia* cf. *setigera* como especie predominante, también demuestra las características del ambiente templado, poco profundo, oligotrófico y bien mezclado, típicos a los que pertenece este grupo (Padisák et al. 2009). El grupo menos abundante H₁, es característico de aguas poco profundas y estratificadas (Padisák et al. 2009) con muy bajos valores de fósforo total (Borics et al. 2015), o en definitiva limitados por nitrógeno (como los sitios del Limay, ver Capítulo 2) (Reynolds 2006) en las que se desarrollan los fijadores de nitrógeno como *Anabaena* sp.

En general, los representantes algales de estos sitios de río, muestran que la combinación de efectos tales como sitios poco profundos con predominancia de ambientes epilíticos, expuestos a la velocidad de la corriente, y limitación por nitrógeno, parece prevalecer sobre el efecto potencial que podría causar *Corbicula fluminea* en el fitoplancton.

Por otro lado, algunos estudios de alimentación por filtración de los bivalvos, muestran que, en sistemas estuarinos, estos reducen las concentraciones de seston (totalidad del material particulado en el agua; todo el material no en solución), pero dentro de la capa límite bentónica (Wildish 1977; Wildish y Kristmanson 1984). El agotamiento de seston podría ocurrir donde los lechos de *Corbicula* son densos, y la mezcla podría no ocurrir a

unos pocos centímetros por encima de la superficie del sedimento (Lauritsen 1986). Esta autora recomendó, por tanto, para el análisis de efecto de *Corbicula*, considerar las condiciones dentro de la capa límite bentónica y determinar qué tan bien esta capa se mezcla con la columna de agua suprayacente a diferentes niveles de flujo (Lauritsen 1986). Sin embargo, aunque el muestreo del plancton fue de la zona sub-superficial, la presencia de especies ticoplanctónicas y meroplanctónicas, y la poca profundidad de los sitios de muestreo, sugieren mezcla del agua, incluso de capas bentónicas, y por tanto ausencia de efecto de *Corbicula fluminea*, o al menos que este sea indetectable, sobre la abundancia y composición del fitoplancton en estos sitios de río.

Los sitios de embalse presentaron diferencias respecto a la composición de especies fitoplanctónicas de acuerdo al AC y al análisis de grupos funcionales. Sin embargo, estas diferencias bióticas parecen estar relacionadas con las propias diferencias ambientales entre los sitios, como la dinámica (más variable en el embalse invadido RM) y la productividad (mayor aporte externo de N en el embalse no invadido PL), y no con la presencia de la especie invasora *C. fluminea*. Por ejemplo, el grupo P (Reynolds et al. 2002), representado por las especies *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria crotonensis*, *Fragilaria* spp. y *Staurastrum planctonicum*, (también abundante en los sitios de río), presentó los mayores valores en el embalse invadido RM. Este grupo es característico de capas mezcladas, y generalmente está representado en lagos poco profundos, así como en el epilimnio de lagos estratificados cuando se cumple el criterio de mezcla (Pádisák et al. 2009). En especial *Aulacoseira* suele ser la especie dominante entre las diatomeas que aumentan con cada evento de mezcla (Reynolds 2006), debido fundamentalmente a sus tasas de hundimiento relativamente altas (Reynolds et al. 1986). El conjunto formado por *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria* spp., y desmidias (como el caso de *Staurastrum planctonicum* del sitio FN) caracteriza etapas de mezcla (Reynolds 2006), como las causadas por las variaciones de los niveles de agua de embalses (Labaut et al. 2020), que fueron de hasta 6 m en este embalse RM (ver Capítulo 2).

El otro grupo funcional relativamente abundante de este embalse fue E, representando por *Dinobryon* sp. Este grupo es característico de hábitats templados, generalmente lagos o estanques heterotróficos pequeños, poco profundos y con poca base (Pádisák et al. 2009). Incluye especies con proporciones decrecientes de superficie/volumen, tasas máximas de crecimiento y tolerancia a bajas temperaturas, pero con alta capacidad de explotar y conservar los recursos de nutrientes, también debido a su mixotrofia (Reynolds 2006). Debido a esta alta tasa de crecimiento, se ha encontrado que estas algas pueden

repoblar sistemas (ej. el pequeño lago Grasmere, Inglaterra), luego de una eliminación de las reservas de algas existentes del agua por fuertes presiones como las que caracterizan los ambientes altamente variables (niveles de agua en RM). Los propágulos bentónicos se salvan sustancialmente a partir de escasas existencias residuales de algas de rápido crecimiento y el resultado es el desarrollo de poblaciones llamativas de colonias multicelulares como *Dinobryon* (Reynolds 2006). Incluso pueden necesitarse muchos meses para recuperar una presión de alimentación significativa para los consumidores (Reynolds et al. 2006), con el consecuente impacto para las redes tróficas.

En el embalse PL, aparentemente fueron otras las variables determinantes de la estructura del fitoplancton. Las especies *Volvox* sp. y *Pandorina morum* asociadas al sitio en el AC y correspondientes al grupo funcional G (Reynolds et al. 2002), caracterizan hábitats templados con condiciones ricas en nutrientes en columnas de agua estancadas, pequeños lagos eutróficos y fases muy estables en grandes cuencas fluviales y embalses (Padisák et al 2009). *Sphaerocystis* cf. *schroeteri* y *Dictyosphaerium* sp. también asociadas con este sitio, y especies del grupo F, son también de hábitats templados y lagos meso-eutróficos claros y profundamente mezclados. Ambos grupos, denotan la influencia de las características tróficas, pues este sitio de embalse no invadido, presentó los más altos valores de nitrógeno total del agua (y de clorofila *a*), como se analizó en el Capítulo 2, por aportes externos desde la cuenca. Otros grupos también presentes en el resto de los sitios como MP y P, muestran otras características comunes a estos sistemas (tanto lóticos como lénticos) como la poca profundidad y la mezcla consecuente.

Efecto de la presencia de Corbicula fluminea en los ensambles de fitobentos

La evidencia generada en este estudio arroja luz respecto a los posibles impactos de la presencia de *C. fluminea* sobre los ensambles de algas fitobentónicas del río Limay. El ordenamiento multivariado por análisis de correspondencia basado en las abundancias de especies de algas reúne en un reducido espacio a los dos sitios invadidos, independientemente de que uno de ellos es un ambiente lótico y el otro léntico. Por su parte y de acuerdo con lo esperado, los sitios no invadidos difieren en su composición de especies fitobentónicas, explicadas por sus diferencias ambientales.

En los sitios invadidos AR y RM, las especie predominantes fueron las diatomeas coloniales *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria construens*, *Fragilaria crotonensis*, *Gomphoneis herculeana*. Estas especies están incluidas en el “gremio” de alto perfil propuesto por Passy (2007) (de los grupos MP y P de acuerdo a Padizák et al. 2009), que

abarca especies de estatura alta, que incluyen erectas, filamentosas, ramificadas, formadoras de cadenas, formadoras de tubos, acechadas y céntricas coloniales. Aunque el tamaño de las células individuales de muchas especies en este “gremio” es comparativamente pequeño, su capacidad para formar colonias largas y extenderse más allá de la capa límite que les permite explotar recursos que no están disponibles para el “gremio” de bajo perfil. Por otro lado, esta característica los hace más vulnerables a la erosión y pastoreo.

Corbicula fluminea puede causar impactos potenciales sobre los ensamblajes del fitobentos, ya sea directa o indirectamente, por filtración, deposición, bioturbación, efectos sobre nutrientes, excreción de células viables, entre otros (Phelps 1994; Karatayev et al. 1997; Newell et al. 2002; Magri et al. 2018; Coelho et al. 2018; Vaughn y Hoellein 2018). Además, aunque esta especie se alimenta predominantemente por filtración (McMahon 1983) se ha señalado que esta vía por sí sola no puede equilibrar sus presupuestos energéticos (Aldridge y McMahon 1978). De este modo, las algas planctónicas probablemente no son la única fuente de nutrición para este molusco, y pueden complementar su dieta con varios tipos de materia orgánica particulada (Hill y Knight 1981; Foe y Knight 1986).

Ha sido documentado, incluso, el fenómeno de alimentación pedal, con la consecuente reducción en la cantidad de bacterias, flagelados y diatomeas bentónicas en el sedimento (Hakenkamp et al. 2001). La alimentación pedal fue descrita como un mecanismo de transporte de partículas sedimentadas a sus palpos labiales mediante tractos ciliares en el pie (en Way et al. 1990). Esta forma de alimentación podría constituir una fuente de nutrición para este molusco, especialmente en situaciones de limitación de alimentos (Boltovskoy et al. 1995), como las que podrían presentarse en estos sistemas con concentraciones medias de *Cla* de 0,58-0,97 $\mu\text{g/L}$ de los sitios, que son varias veces menores que la concentración limitante del crecimiento para esta especie, estimada en 15,6 a 18,9 $\mu\text{g Cla/L}$ por Foe y Knight (1985). Esto podría suponer, por tanto, una mayor presión para el bentos, como fuente de suministro de alimento para esta especie. Esta evidencia podría explicar los bajos valores de riqueza específica de algas del fitobentos de sitios invadidos (AR y RM) por *Corbicula fluminea*, respecto a los no invadidos (FN y PL).

Otra posible razón para este efecto sobre el fitobentos son las actividades de bioturbación y la resuspensión de los sedimentos realizada por este bivalvo (Vaughn y Hakenkamp 2001). Estas acciones generan microambientes turbios, que pueden limitar la entrada de

luz a los ensamblajes fotosintéticos del fondo, causando predominio de pocas especies coloniales, resistentes a estas presiones. Esto se ha registrado por ejemplo en el fitoplancton, cuando en condiciones de perturbación de alta frecuencia, unas pocas especies pioneras se establecen después de cada evento y se mantiene una baja diversidad (Lopes et al. 2009).

En fitobentos también se ha registrado predominio de ciertas especies en ecosistemas bajo alguna presión selectiva. La analogía de un pastizal muy pastoreado, por macroinvertebrados acuáticos (como larvas de quironómidos), fue utilizada para explicar el predominio de *Achnanthydium minutissimum* en muestras de toda Europa (Kelly et al. 2012a). Esta diatomea, con células pequeñas y altas tasas de crecimiento, asume el papel de los pastos de rápido desarrollo y tolerantes al pastoreo (Kelly et al. 2012b), al ser uno de los colonizadores tempranos de hábitats desnudos que dominan cuando hay tensiones físicas continuas (por ejemplo, el pastoreo) (Grime 1979; Biggs et al. 1998). El fitobentos de los sitios invadidos estuvo dominado por especies coloniales grandes (adaptadas a hábitats turbios), y no especies pequeñas tolerantes al pastoreo, probablemente también reforzado por el impacto negativo por competencia sobre varios taxones de macroinvertebrados acuáticos consumidores primarios (ver Capítulo 3).

Además, la excreción de células viables también podría ser un factor de influencia en la predominancia de determinadas especies, de manera que el bivalvo captura especies por medio de la filtración y excreta algunas, que luego se acumulan en el bentos. Estos procesos pueden ser selectivos, dependientes del tipo (es decir, forma, tamaño) de algas (Lauritsen 1985). Por ejemplo, en un estudio en el delta del río Paraná (Argentina) las diatomeas, en particular, presentaron porcentajes medios anuales más altos en el tracto digestivo de la especie que en el agua, lo que fue interpretado como una mejor conservación de este grupo en el contenido intestinal (Boltovskoy et al. 1995). La liberación de pseudoheces (con células viables) de determinados taxones, especialmente diatomeas, podría explicar el predominio de este grupo en particular, especialmente las coloniales. Otras diatomeas en las que no se observó formación de colonias o pedicelos, como *Cymbella* spp., *Navicula* spp., *Nitzschia* sp., *Cocconeis plancentula* y *Epithemia* spp. mostraron relativamente bajos valores de abundancia en estos sitios invadidos.

Los sitios no invadidos en cambio, mostraron una composición bentónica más relacionada con las características del ambiente, y en general también mayor diversidad funcional, respecto a los sitios no invadidos. Ambos sitios mostraron altas abundancias relativas del grupo MP, que caracteriza estos hábitats poco profundos, expuestos condiciones de alta

energía del agua. En el sitio de río FN, lótico, también predominó la cloroficea *Chlamydomonas* sp. del grupo X₃, que caracteriza ambientes templados oligotróficos poco profundos y bien mezclados (Padisák et al. 2009). Esta especie además se ha registrado en el tracto digestivo de *Corbicula fluminea* (Boltovskoy et al. 1995). También fueron abundantes diatomeas pennales como *Nitzschia* spp. del grupo T_B, de ambientes altamente lóticos, y con menor abundancia *Phacotus lenticularis* del grupo X_{pH} de lagos alcalinos pequeños, incluso temporales, ricos en calcio, bien iluminados (Padisák et al. 2009). En el embalse PL, también abundaron especies del grupo MP *Epithemia* spp., *Epithemia sorex*, *Cymbella cystula*, *Navicula*, *Fragilaria construens*, además de *Rhopalodia gibba*, las diatomeas litorales de todos los tipos de lagos (Padisák et al. 2009). Incluso, pocas especies de diatomeas como *Epithemia* y *Rhopalodia* pueden albergar endosimbiontes fijadores de nitrógeno (Bellinger y Sigeo 2011), como son la cianobacteria *Anabaena* sp., abundante en este sitio.

Conclusiones

- No se detectó una influencia significativa aparente de la presencia de *Corbicula fluminea* en el fitoplancton de los sitios invadidos del río Limay, tanto en la productividad neta de los sistemas como en la estructura de los ensambles del fitoplancton.
- Tanto la productividad neta como en la estructura del fitoplancton, parecieron estar predominantemente influenciados por las características ambientales de los sitios: la clorofila total estuvo asociada a la entrada externa de la cuenca, y las especies de algas y grupos funcionales estuvo asociada principalmente a la velocidad de la corriente en los sitios de río, a las variaciones en los niveles de agua en el sitio invadido de embalse, y a la mayor productividad en el sitio de embalse no invadido.
- Los ensambles de algas bentónicas probablemente se vieron impactados por la presencia de *Corbicula fluminea*, principalmente por la similitud de los ensambles de sitios ambientalmente diferentes: uno lótico y uno léntico.
- Esta cierta “homogeneización” potencialmente ocasionada por la presencia de la almeja asiática en los ensambles fitobentónicos es similar a la observada en las asociaciones de macroinvertebrados, y en el caso de fitobentos, con pérdida de biodiversidad.

- Los ambientes impactados se caracterizan por la predominancia de especies capaces de formar colonias largas y extenderse más allá de la capa límite que les permite explotar recursos que no están disponibles para otras especies más pequeñas.
- Es probable que *Corbicula fluminea*, debido a la poca productividad del sistema, agote los recursos en las capas más cercanas a las rocas, a pesar de sus bajos valores de densidad, favoreciendo a aquellas especies con ventajas para proyectarse por encima de la biopelícula para la recolección de recursos.
- La composición de los ensambles de fitobentos de los sitios no invadidos podría explicarse de acuerdo con algunas variables ambientales. En el sitio lótico, predominaron especies asociadas a altas energías (velocidad de la corriente) mientras que en el léntico la mayor productividad fue una fuerza estructurante de la comunidad.

DISCUSIÓN

El proceso de invasión de *Corbicula fluminea* en el río Limay, Patagonia argentina, estuvo condicionado por la interacción entre los requerimientos y estrategias ecológicas de esta especie invasora y, las características ambientales particulares de esta región, que además determinaron a su vez los impactos de la especie en el ambiente y en los ensamblajes biológicos evaluados. Estos efectos pueden ser analizados a partir de: invasividad, invasibilidad e impactos, conceptos principales en los que se sustenta la Ecología de las Invasiones (Alpert et al. 2000). Los dos primeros no son conceptos aislados, sino que están fuertemente entrelazados (Hui et al. 2016). Se refieren, respectivamente, al potencial invasor de la especie y a la susceptibilidad del ecosistema de ser invadido, es decir, el grado de receptividad de este (Davis 2009; Belz et al. 2012). Una invasión depende de la relación entre esa especie no nativa en particular y un hábitat determinado (Alpert et al. 2000). Por otro lado, los impactos de una invasión biológica se definen como los cambios medibles en las propiedades de un ecosistema (Ricciardi et al. 2013).

Un amplio rango de ocupación nativo y una rápida dispersión, son los principales rasgos que parecen distinguir mejor entre especies respecto a invasividad (Bazzaz 1986; Lodge 1993; Perrins et al. 1993; Pysěk et al. 1995). El análisis de estas características es esencial en investigaciones de invasiones, considerando que la historia conocida de invasiones pasadas puede ser el mejor predictor de invasividad (Reichard y Hamilton 1997). Aunque la distribución nativa de *C. fluminea* sigue siendo controvertida (Ilarri y Sousa 2012), esta incluye el sureste de China, Corea y el sureste de Rusia (McMahon 1982). Este amplio rango geográfico probablemente permitió el éxito observado en otras regiones, siendo por ejemplo la especie de molusco no nativo de agua dulce más extendida en América del Sur (Darrigran et al. 2020), con arribo a la Patagonia argentina desde mediados de los 90' (Cazzaniga 1997).

Las tasas de dispersión de *C. fluminea* pueden ser de hasta 276 km/año, río arriba, como, como se observó en Europa, en el río Rin (Leuven et al. 2009). Resulta complejo determinar con exactitud la tasa de dispersión en el río Limay. Existe un registro del Museo de La Plata (ID:8030) en este río Limay, citado por Hünicken et al. (2019), que data de 1999 y está cerca del nacimiento del río Limay (oeste), en la confluencia con el río Traful. De esto se desprende que los ambientes aguas abajo de este sitio deberían haber sido invadidos por la especie, aunque esto no fue registrado en el muestreo diagnóstico de la dispersión espacial, en la que se encontró que el punto de mayor avance de este a

oeste fue el humedal Pantanito, en la llanura de inundación del tramo medio del río Limay. El registro publicado más cercano sobre poblaciones es de 1998 (Semenas y Flores 2005), cerca de 20 años antes que el primer muestreo de esta tesis en 2017. En ese trabajo, se describe una población de *C. fluminea* en el río Neuquén, cerca de la confluencia con el río Limay. El hallazgo de poblaciones de *C. fluminea* en el río Limay supone una dispersión este-oeste, aguas arriba, que resulta lenta, comparativamente a otros casos, como los registrados para la especie en Europa (Leuven et al. 2009). *Corbicula fluminea*, se dispersó 168 km entre esta confluencia de los ríos Limay y Neuquén, y la localidad Pantanito en 19 años.

De este modo, si se restringe a los trabajos publicados, la tasa de avance de *C. fluminea* en el río Limay es de aproximadamente 8,8 km año⁻¹. No obstante, debe hacerse notar que, si la invasión está vehiculizada por la actividad de los pescadores, es posible que las poblaciones de esta especie presenten una disposición en parches, en relación con los sitios comunes de pesca. En el sitio AR, por ejemplo, se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño entre las réplicas, lo que sugiere una importante heterogeneidad dentro de la población, posiblemente relacionada con el patrón en parches.

Un factor restrictivo en relación al avance de la invasión es el efecto de la temperatura, (Gama et al. 2016, 2017). Incluso, en estudios de predicción de los hábitats potencialmente “idóneos” para *C. fluminea*, resultó ser la temperatura mínima (meses más fríos) la de mayor influencia, entre 19 variables ambientales analizadas (Gama et al. 2016). Esto puede deberse a que, para esta especie, la supervivencia es limitada cuando se exponen a temperaturas del agua por debajo de 2 °C durante períodos de tiempo prolongados (Mattice y Dye 1976; French y Schloesser 1991). Semenas y Flores (2005) sugirieron que la velocidad de dispersión de *C. fluminea* en Patagonia, que es más lenta que en otros casos, se debe a las bajas temperaturas características de la región, que habría funcionado como una limitación en la invasibilidad. Las temperaturas observadas en lagos de la Patagonia fluctúan entre 7,5 y 12,5 °C (Díaz et al. 2007), y particularmente, la temperatura mínima media histórica en la zona de los sitios estudiados es de -2,5 °C, que puede llegar a -14 °C en el tramo Pichi Leufú (<http://www.aic.gov.ar/sitio/publicaciones-todas>).

El principal efecto observado en esta tesis, de las bajas temperaturas sobre la dispersión de las poblaciones de esta especie en los sitios estudiados, fue la incubación de larvas en branquias y ausencia de larvas en plancton. La posibilidad de responder a los bajos valores

de temperatura de la región incubando las larvas, le conferiría a *C. fluminea* una respuesta a este factor limitante, aumentando su nivel de invasividad.

Esta estrategia se ha encontrado en otros climas templados, con escasa presencia de larvas libres en el plancton, como en el río Columbia, EUA, y ocurre antes de los aumentos de la temperatura del agua y los picos de máxima abundancia de larvas planctónicas (Hassett et al. 2017). La ausencia total ausencia de larvas en el plancton también se ha observado en el Río de la Plata y cuerpos de agua anexos (Darrigran G. com. pers.; Cao et al. 2017). Estos registros sugieren la influencia de temperaturas bajas en la extensión del tiempo de incubación. La incubación branquial, por otro lado, favorece la colonización de nuevas áreas por *Corbicula* spp. (McMahon 1983; Kraemer y Galloway 1986; McMahon y Williams 1986; Morton 1986; Komaru et al. 1998), al liberarse individuos juveniles, más resistentes que las larvas y por lo tanto con mayor probabilidad de éxito.

La importancia de la presencia de larvas en branquias en la dispersión de la especie, está además relacionada con el transporte de ejemplares como carnada viva en la pesca (Belz et al. 2012). Este puede originar una alta presión de los propágulos, que es un importante factor para explicar la distribución de los *hotspots* de invasión (Bobeldyk et al. 2015). La encuesta analizada en la presente investigación y aplicada a pescadores de la región mostró el uso activo de almejas vivas como carnada, lo que, sumado a la comparación de almejas muertas encontradas en la ribera de los sitios invadidos (con tamaños significativamente mayores a la población del sitio), muestra su importancia como vector potencial de la invasión en la región. El desarrollo de programas de concienciación pública sobre bioinvasiones resulta por tanto importante para controlar su dispersión por vectores (Belz et al. 2012). Estos programas pueden orientarse a través de la educación en todos los niveles, tanto formal como no formal (Darrigran et al. 2008).

La temperatura parece ejercer también un control sobre la densidad poblacional de *C. fluminea* durante los meses fríos, que cambia cuando se aumenta la temperatura en el verano. Los valores más altos de densidad poblacional observado en verano, que es consecuencia del evento de postreclutamiento, demuestra la influencia positiva del calentamiento del agua en el éxito reproductivo, lo cual ya había sido observado experimentalmente (Weitere et al. 2009). Este patrón, en este estudio, es especialmente marcado en el sitio AR, que es hidrodinámicamente más estable. La llegada del verano en la región, con el consecuente incremento de la temperatura, podría suponer un período de ventaja para la dispersión de la especie en esta región. Los incrementos futuros en la temperatura previstos por el cambio climático, podrían reducir aún más el efecto de esta

variable en la restricción del avance de *C. fluminea* como en la región de la Patagonia, adonde ya se detectan casos de dispersión que sobrepasan su distribución histórica (Darrigran et al. 2011). Esta observación coincide con lo expresado por Cárdenas et al. (2020), que resaltan las sinergias entre el cambio climático y las invasiones biológicas.

Otros tipos de dispersiones, como las naturales, pasivas o activas, son más difíciles de controlar. Las pasivas, aunque tienen viabilidad cuestionable por la alta mortalidad de las almejas y su baja frecuencia (Thompson y Sparks 1977; McMahon 1982; Prezant y Chalermwat 1984; Darrigran y Colautti 1994), ocurren cuando incidentalmente se transportan pequeños juveniles unidos a patas o plumas de aves, o los especímenes son transportados dentro de los tractos gastrointestinales de peces o aves (Britton y Morton 1979; Mackie 1979; McMahon 1982). Este tipo de mecanismos de dispersión natural de la almeja asiática no fueron evaluados en este trabajo, y es importante completar este conocimiento en futuras investigaciones.

La dispersión natural directa de larvas o juveniles de *Corbicula fluminea* arrastrados a lo largo de los fondos de los ecosistemas acuáticos con corrientes de agua se ha registrado previamente en varios puntos del planeta (Sinclair y Isom 1963; Britton y Morton 1979; Eng 1979). Entre los mecanismos de que favorece este modo de dispersión natural está el llamado “efecto barrilete”, relacionado con la presencia de un filamento bisal en juveniles. Se trata de una de las formas activas (Prezant y Chalermwat 1984), y es considerada el principal factor de dispersión natural de *C. fluminea* (Minchin y Boelens 2018). En este mecanismo, los filamentos, mucosos y relativamente viscosos, se extienden hacia arriba en el flujo de agua ayudados por el sifón exhalante, y producen una resistencia suficiente para levantar las almejas por encima del sustrato (Prezant y Chalermwat 1984). En este trabajo se observó el filamento bisal en al menos 23 individuos. Este hecho sugiere que este mecanismo de dispersión debe ser considerado como significativo para la extensión de las poblaciones de *C. fluminea* aguas abajo, ya que complementa la ausencia de actividad nadadora de sus larvas (Kraemer y Galloway 1986).

Otra potencial estrategia de dispersión aguas abajo es la forma más aplanada en juveniles respecto a los adultos, que fue observada en el análisis alométrico de las poblaciones en este trabajo. El aumento de la relación superficie/volumen podría facilitar el desplazamiento por turbulencias y corrientes. Esta configuración, útil durante los primeros estadios juveniles, se contrarresta a lo largo del crecimiento, deviniendo en una forma más ancha y más alta del adulto (Eagar 1978; Hinch y Bailey 1988).

Otra característica ambiental que influye sobre la invasibilidad en la región, es la oligotrofia de la mayoría de los grandes cuerpos de agua patagónicos (Temporetti et al. 2001). Los sitios con presencia de *C. fluminea* estudiados en este trabajo, tuvieron concentraciones medias de clorofila a de 0,70 y 0,82 $\mu\text{g/L}$, que es varias veces menor que la concentración limitante del crecimiento para esta especie, de 15,6-18,9 μg de clorofila a/L informada por Foe y Knight (1985). Esta diferencia marcada entre la concentración limitante y la observada se explica porque la especie puede explotar otras fuentes de alimento como materia orgánica particulada de la columna de agua (Hill y Knight 1981; Foe y Knight 1986) y organismos del sedimento (Hakenkamp et al. 2001), mediante filtración y alimentación pedal, respectivamente.

Los valores de clorofila obtenidos en este estudio estuvieron positivamente correlacionados con la concentración de nitrógeno. Con ello puede esperarse que un futuro aumento de este nutriente por actividades antrópicas en la cuenca, favorecería el éxito invasivo de *C. fluminea* en la región. Un rápido aumento de los recursos crea un nicho de oportunidad para la invasión, especialmente para especies con características óptimas para el consumo de recursos (Hui et al. 2016), ya que una mayor disponibilidad de recursos limitadores causa una mayor invasibilidad (Alpert et al. 2000). En particular, se ha propuesto que el aumento de nutrientes resultante de un evento de perturbación, como el pastoreo o los incendios, puede tener efectos directos sobre la capacidad de invasión de los productores primarios (Alpert et al. 2000; Davis et al. 2000), que luego pueden afectar a los organismos de la fauna (Bugnot et al. 2016).

Corbicula fluminea puede usar otros recursos alimentarios para complementar su dieta, como materia orgánica particulada, mediante filtración (Hill y Knight 1981; Foe y Knight 1986) o por alimentación pedal, especialmente en situaciones de escasez de alimentos (Boltovskoy et al. 1995). Sin embargo, estos solo parecen ser suficientes para permitir el sostenimiento de una población con una baja densidad (Sousa et al. 2013). En los sitios invadidos de la región de Patagonia los valores medios de densidad entre 100 y 619 ind m^{-2} (Archuby et al. 2013; Molina et al. 2015; Hünicken 2018; este estudio) no alcanzan los altos valores de 1.200 a 269.000 ind m^{-2} reportados en otros ecosistemas (Cherry et al. 1986; Dreher-Mansur y Garces 1988; Darrigran 1991; Dreher-Mansur et al. 1994; Franco et al. 2012; Hubenov et al. 2013; Modesto et al. 2013). Futuros estudios deben profundizar no solamente sobre las concentraciones de clorofila, sino además en las concentraciones de la materia orgánica particulada en agua y sedimento, que permitan

identificar un sistema limitado por el recurso alimento requerido para la ocurrencia de poblaciones viables de esta especie.

Las aguas de la región se caracterizan por ser bicarbonatadas cálcicas (Cushing et al. 2006), con aumento del dominio del calcio sobre la conductividad y aumento de la concentración salina en general en dirección oeste-este (Pedrozo et al. 1993). Sin embargo, de acuerdo con Wetzel (2001) los ambientes muestreados fueron pobres en calcio ($< 10 \text{ mg Ca/L}$). Esto se debe a que estos ecosistemas tienen origen en los cuerpos de agua andinos, que tienen deficiencias en los lixiviados de sus cuencas montañosas, dominadas por una variedad de rocas ígneas, volcánicas y plutónicas, todas altamente erosionadas por la glaciación (Díaz et al. 2007).

La disponibilidad de calcio es particularmente importante para los moluscos bivalvos, que lo absorben activamente del agua para formar sus valvas (Van Der Borght y Van Puymbroeck 1966), entre otras necesidades fisiológicas. En *C. fluminea*, los umbrales inferiores limitantes de concentración de Ca reportados son de 3 mg L^{-1} (Karatayev et al. 2007b), e incluso menores $0.86\text{--}1.32 \text{ mg L}^{-1}$ (Sousa et al. 2013). Concentraciones más bajas disminuyen la tasa de crecimiento de esta especie y causan poblaciones de individuos pequeños con densidades relativamente bajas y ausencia de almejas más grandes (Sousa et al. 2013).

Las aguas de los ríos de América del Sur tienen concentraciones medias de Ca bajas (Karatayev et al. 2007b), en comparación con América del Norte, Europa y Asia (Wetzel 1975). El éxito invasivo de *Corbicula fluminea*, con altas densidades en comparación con los bivalvos nativos: aproximadamente 1.200 ind m^{-2} en el Río de la Plata (Darrigran 1991), o entre 4.000 y más de 5.000 ind m^{-2} en Río Grande do Sul, Brasil (Dreher-Mansur y Garces 1988; Dreher-Mansur et al. 1994), no coincide con lo esperado respecto a la disponibilidad de calcio en el ambiente. El aumento de Ca en la columna de agua, probablemente mediante resuspensión del sedimento de las sales insolubles de Ca-P a través de la bioturbación podría ser un mecanismo que incremente las concentraciones de Ca en el agua.

Las sales Ca y P precipitan a valores de pH ligeramente alcalinos (Ferguson et al. 1973) como los que caracterizan a los sitios estudiados, y a la meseta patagónica en general (Díaz et al. 2007). Estas sales son además fuertemente retenidas en el sedimento en condiciones alcalinas, y solo se liberan a pH más bajos (Huang et al. 2005). Se esperaría por lo tanto que, dadas las condiciones del agua de los ecosistemas estudiados, las sales de Ca-P se mantengan formando parte del sedimento. Se infiere que la actividad

bioturbadora de *C. fluminea* habría sido el factor que incrementó la concentración de calcio en el agua. Este sería uno de los principales impactos de la presencia de *Corbicula fluminea* en los sitios invadidos, demostrado principalmente por los valores significativamente más altos de Ca en agua en los sitios invadidos, la correlación positiva entre Ca y P del agua, la correlación negativa entre Ca y P del sedimento, y los resultados del análisis de componentes principales, en los que las variables P y Ca del agua se relacionaron con los sitios invadidos, y P del sedimento en sentido opuesto a estos sitios.

Esta relación negativa de *Corbicula fluminea* con el Ca y el P de los sedimentos, ya se había registrado previamente en lago invadido Seminole (EEUU), pero fue solo atribuida a la bioasimilación pedal de P por este bivalvo, y no se explicó el papel del Ca y/o su disminución en sedimentos, en presencia de *C. fluminea* (Patrick et al. 2017). Queda por dilucidar si *C. fluminea* cuando filtra estas sales resuspendidas, puede extraer el Ca de los gránulos de Ca-P observados en tejidos de la especie (Simon et al. 2011), como sí ocurre en los uniónidos en los que también se han observado estos gránulos (Pynnrnen et al. 1987; Silverman 1988; Byrne y Vesik 1996, 2000; Pekkarinen y Valovirta 1997; Vesik y Byrne 1999), y ser esta, una importante fuente de Ca para la especie en sitios pobres en este elemento.

La acción bioturbadora de la especie, podría resuspender estas sales de Ca y P, también tener relación, por tanto, con incremento de P en agua. Este posible aporte interno de este nutriente al agua desde los sedimentos, podría causar aumento de la productividad primaria en los ecosistemas, con posterior eutrofización (Kisand 2005; Hsieh et al. 2006), con los impactos negativos relacionados (Wetzel 2001; Bai et al. 2009). Sin embargo, en particular en ecosistemas acuáticos de la región andino-patagónica el nitrógeno fue el nutriente restrictivo de la capacidad productiva de los sitios estudiados. También previamente fue reportado como nutriente limitante de los embalses del río Limay, excepto en verano y especialmente para el embalse RM, cuando el suministro de P biológicamente disponible, se vuelve crítico (Díaz et al. 2007). Por lo tanto, el efecto de *C. fluminea* sobre el P, no tendría mayores impactos sobre la productividad primaria de la región, pero sí en ambientes en los que el P fuese el nutriente limitante.

No se observaron los impactos conocidos de *C. fluminea* sobre los ciclos del N, el carbono y la materia orgánica (Asmus y Asmus 1991; Hakenkamp y Palmer 1999; Brown y Hershey 2019). Esto se debe a que las concentraciones de N, C y MO de los sitios están influenciadas por el aporte externo de la cuenca, porque los valores de la relación CT/NT de los sedimentos, superiores a 20, indicaron un origen alóctono de la materia orgánica

(derivada de plantas vasculares terrestres) (Meyer y Lallier-Vergès 1999). En estos casos, una correlación de CT y NT como la encontrada, también indica el origen alóctono de este nutriente (Labaut et al. 2018).

En este trabajo, además, se observaron poblaciones de *C. fluminea* más densas en ambientes lóticos que en los lénticos. Se infiere que los mayores valores de densidad de esta especie en ambientes lóticos (Eng 1979; Rodgers et al. 1977; Belanger et al. 1985; Marsh 1985; Boltovskoy et al. 1997) respecto a lénticos (Abbott 1977; Dreier y Tranquilli 1981; Beaver et al. 1991; Karatayev et al. 2003), se deban a que los primeros favorecen la eficiencia filtradora de los bivalvos (Silveira et al. 2016).

En relación a la estabilidad hidrológica, las fluctuaciones del nivel del agua comunes en la zona litoral de embalses (Logez et al. 2016), causan exposición a la luz solar y desecación (Sousa et al. 2012; Paschoal et al. 2013). Estas condiciones provocan fenómenos de mortalidad masiva de la población litoral, tal como se observó en el sitio de embalse invadido estudiado (RM). Sitios hidrológicamente más estables mantendrían también valores estables de densidad poblacional. La recuperación observada en el embalse RM, con un aumento de la densidad de 0 a 106 ind m⁻² en un lapso de 7 meses, muestra la capacidad invasiva de esta especie, con crecimiento exponencial equiparable a las especies estrategas r, característico de las especies no-nativas invasoras (Darrigran y Damborenea 2006). Así como también pudo indicar el probable reclutamiento de pediveligers desde zonas más profundas, como ocurre para otras especies invasoras como el mejillón cebra *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) y el mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Horvath et al. 1996; Ezcurra de Drago et al. 2006).

Varios factores bióticos influyen en la invasibilidad de un ecosistema (Thomaz et al. 2015). Estos factores pueden actuar solos o en conjunto con las condiciones abióticas para determinar el éxito local de un invasor (Pimm 1989). La resistencia de una comunidad nativa a las invasiones está relacionada con la competencia, la depredación y el parasitismo o los patógenos, que juegan el papel de filtros biológicos (Simberloff y Rejmánek 2011; Thomaz et al. 2015; Elton 1958). Esta resistencia biótica puede reducir, y en ocasiones excluir, especies invasoras en sus nuevos hábitats. En los casos de disminución, esta puede ser importante si un invasor no puede alcanzar la densidad crítica necesaria para mantener una población viable (Havel et al. 2015). Podría esperarse que en el caso de *C. fluminea* la reproducción androgenética clonal y la autofertilización proporcionen una ventaja durante la colonización (Pigneur et al. 2014b). Sin embargo, no siempre ocurre de este modo, porque los valores de densidad extremadamente bajos de la

población del estuario del río Negro son particularmente intrigantes, e hicieron suponer una reproducción principalmente por fertilización cruzada, con un efecto Allee severo (Hünicken et al. 2019). Este bajo éxito reproductivo se debe a la baja probabilidad de emparejamiento individual y de gametos en poblaciones con bajas densidades (Davis et al. 2004; Davis 2005). Por el contrario, la invasibilidad de un ambiente puede verse favorecida por las comunidades receptoras que sirvan como fuente de alimento y/o refugio a las especies invasoras (Bugnot et al. 2016).

En Patagonia habitan varios depredadores de *C. fluminea* como la carpa (*Cyprinus carpio*) (Soricetti et al. 2020), aves, cangrejos de río y gusanos planos (Minckley 1982; Sickel 1986). Aún así, las densidades de *C. fluminea* encontradas en este estudio muestran poblaciones viables en todos los sitios, si se tiene en cuenta el tamaño mínimo efectivo $N=50$, necesario para la conservación de la población a corto plazo, y un $N=500$ para largo plazo (Hallerman 2003), o incluso los valores mayores de $N=100$ y $N=1000$, respectivamente que sugirieron Frankham et al. (2014). Aunque el N de corto y largo plazo puede ser heterogéneo entre especies, resulta útil para estudios de poblaciones silvestres y en cautiverio (Jiménez-Mena et al. 2016). Esto indica que los factores bióticos no representan una influencia importante, por lo menos para la viabilidad de las poblaciones invasoras de esta especie en la región. Sí podría tener algún efecto sobre los valores de densidad en algunas estaciones (mayores valores de densidad en AR-V, respecto a otras estaciones). Por ejemplo, en el lago Constanza, Alemania, durante el invierno, algunas aves acuáticas ejercen una fuerte depredación dejando solo el 3% de la población de mejillones cebra *Dreissena polymorpha*, que luego tiene el potencial de recolonizar el ambiente (Werner et al. 2005).

Los resultados obtenidos mostraron un impacto significativo de la invasión en los ensamblajes de macroinvertebrados, especialmente en grupos potencialmente competidores por los recursos (como los consumidores primarios). Se observó la reducción de las poblaciones de bivalvos nativos como *Diplodon chilensis* y de organismos del grupo funcional colectores-filtradores en general. Debido a que, por un lado, las densidades poblacionales *C. fluminea* no alcanzaron los altos valores reportados en otros ecosistemas (decenas y cientos de miles de ind m^{-2}) y a la oligotrofia característica de estos ambientes, se desprende que la competencia estuvo más relacionada con los recursos que con el espacio. Cuando los recursos son limitados en la columna de agua, los bivalvos invasores, de rápido crecimiento, como es el caso de *C. fluminea*, pueden afectar negativamente la supervivencia y el crecimiento de los bivalvos

nativos (Crooks 2001; Ferreira-Rodríguez et al. 2017). Además, esta almeja invasora presenta como ventaja competitiva adicional una mayor plasticidad trófica (Novais et al. 2016).

La presencia de *C. fluminea* en Patagonia norte estuvo asociada con disminución de las poblaciones de gastrópodos 1,7 a 2,7 veces en los sitios invadidos, respecto a los no invadidos. Este fenómeno se puede explicar por medio de la competencia por los recursos, como materia orgánica, algas, bacterias (Hakenkamp et al. 2001; Werner 2008) disponibles en el fondo de los cuerpos de agua, en las inmediaciones de las poblaciones de esta especie invasora. *Corbicula fluminea* desarrolla una estrategia de alimentación denominada alimentación pedal (en Way et al. 1990)]. Esta capacidad de alimentarse por el pie (Reid et al. 1992; Hakenkamp y Palmer 1999) podría complementar la nutrición, limitada por la baja productividad de las aguas, retira del ambiente recursos vitales para otros taxones como los gastrópodos (Werner 2008).

Otros grupos de macroinvertebrados acuáticos como coleópteros y tricópteros, de variados grupos funcionales como raspadores, recolectores, filtradores y depredadores, también se vieron negativamente impactados por la presencia de *C. fluminea*. Este impacto se podría explicar por las interacciones competitivas con otros consumidores primarios y/o descomponedores por los recursos del fondo, y al efecto en general sobre las cadenas tróficas, que también afectó a algunos taxones de depredadores. El único grupo de macroinvertebrados que incrementó sus poblaciones en relación con la invasión fue el de los Ephemeroptera. Dentro de este grupo, se observó este fenómeno en algunas especies recolectoras que muestran una forma corporal hidrodinámica y son buenas nadadoras, lo que conductualmente permite mejores oportunidades en la obtención del alimento. Otra posibilidad es que las conchas vacías de *C. fluminea* hayan actuado como refugios para algunas de estas especies bentónicas. Por ejemplo, Werner (2008) en un trabajo experimental encontró que la densidad de las efímeras *Caenis* spp., fueron significativamente mayores en cajas que contenían conchas de *C. fluminea* que en los otros tratamientos.

La influencia positiva o negativa de la presencia de *Corbicula fluminea* sobre algunos grupos de macroinvertebrados acuáticos, no pareció afectar la densidad y diversidad en general. Estas variables estuvieron positivamente asociadas con la productividad de los sitios. De acuerdo a Hale et al. (2015), los impactos sobre los macroinvertebrados acuáticos parecen ser limitados si las poblaciones invasoras se mantienen en bajas densidades. Sin embargo, su efecto sobre determinados grupos, causó cierto efecto

homogenizador de la composición de macroinvertebrados, al parecerse más entre sí las comunidades invadidas, aún cuando una es río y otra es embalse.

Los grupos biológicos representados por los ensamblajes del fitoplancton, por su baja abundancia (medida como concentración de clorofila), parecen constituir una fuente limitada de alimento, que es uno de los factores bióticos de las comunidades receptoras afectando la invasibilidad de los sitios, para especies invasoras en general (Bugnot et al. 2016). No se encontró un impacto de *Corbicula fluminea* en estos grupos, tanto en su abundancia y/o estructura, las que estuvieron determinadas por las características ambientales de los sitios, especialmente por los valores de nitrógeno, y las variables hidrológicas. También es probable que, debido a las bajas densidades poblacionales de esta almeja en los sitios estudiados, el impacto de sus actividades sea mucho menos notable en el fitoplancton, que en su entorno inmediato (fitobentos).

En contraste, la riqueza y estructura de los ensamblajes del fitobentos mostraron diferencias atribuibles a la invasión de *C. fluminea*, que causó predominancia de especies algales capaces de formar colonias largas como *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria construens*, *Fragilaria crotonensis*, *Gomphoneis herculeana*. Estas algas están incluidas en el “gremio” de alto perfil (estatura alta) propuesto por Passy (2007) (de los grupos funcionales MP y P del código alfanumérico de acuerdo a Padizák et al. 2009), que incluye erectas, filamentosas, ramificadas, formadoras de cadenas, formadoras de tubos, acechadas y céntricas coloniales. Aunque el tamaño de las células individuales de muchas especies de este “gremio” es comparativamente pequeño, su capacidad para formar colonias largas y extenderse más allá de la capa límite que les permite explotar recursos que no están disponibles para el “gremio” de bajo perfil, pero también los hace más vulnerables a la erosión y pastoreo. Las dos principales influencias de *Corbicula fluminea* en este sentido, pueden deberse a que mediante bioturbación aumentan la turbidez en la zona bentónica, con generación de microambientes turbios, en los que estas especies “altas” logran extenderse, lo que les permite explotar recursos (luz) que no están disponibles para otras especies más pequeñas.

Entre los resultados de esta tesis se destaca un patrón similar de respuesta frente al impacto de la presencia de *Corbicula fluminea* tanto en las poblaciones de macroinvertebrados acuáticos como en el fitobentos. De este modo, el impacto de la invasión es más apreciable en el bentos de los cuerpos de agua dulce del norte de Patagonia invadidos por esta almeja. Se observó que, en ambos casos, macroinvertebrados bentónicos y fitobentos, los ecosistemas invadidos se asemejan en

cuando a la composición de especies, aún cuando las muestras provienen de hábitats diferentes (léntico y lótico). Por su parte, los ecosistemas no invadidos muestran disimilitudes mucho mayores. De acuerdo con la evidencia recolectada en este trabajo, la invasión de *C. fluminea* podría provocar una homogeneización de la composición taxonómica de las comunidades bentónicas y una consecuente reducción de la diversidad beta (entre comunidades).

CONCLUSIONES

- El proceso de invasión de *Corbicula fluminea* en el río Limay, Patagonia estuvo condicionado por la interacción entre los requerimientos y estrategias ecológicas de esta especie invasora y, las características ambientales particulares de esta región (invasividad e invasibilidad, respectivamente), que además determinaron sus impactos.
- El punto de mayor avance de este a oeste, por el río Limay se localizó en el humedal Pantanito, en la llanura de inundación del sector medio del Limay. En vistas de las fechas y localizaciones de registros previos, se desprende que la dispersión este-oeste por este río es lenta, aproximadamente de 8,8 km año⁻¹, comparativamente con lo registrado para *C. fluminea* en otros ambientes. Esta diferencia en la tasa de dispersión se asocia probablemente con las bajas temperaturas de la Patagonia, fundamentalmente de los meses más fríos.
- La incubación de larvas en branquias, también influenciada por los bajos valores de temperatura se considera una estrategia exitosa, vinculada al grado de invasividad de la especie. La respuesta del invasor frente a esta restricción ambiental es liberar individuos recién cuando son juveniles, y tienen mayor probabilidad de supervivencia.
- Una consecuencia de la retención de las larvas en las braquias es un aumento en la probabilidad de que el uso de *C. fluminea* como carnada viva provoque la liberación de especímenes viables en los sitios de pesca, provocando la ocupación de nuevos ecosistemas y reforzando la invasión en los ya ocupados por la especie. De este modo, su uso como carnada viva representa un vector potencial importante de la invasión en la región.
- Debido a falta de detección de larvas en la columna de agua, la dispersión natural de la especie sería fundamentalmente por medio del arrastre de juveniles por corrientes, mediante el biso o su forma aplanada, y dispersión pasiva (no evaluada) por aves y peces.
- El principal impacto observado en la calidad físico-química del agua y los sedimentos de los sitios es el aumento de Ca y P en la columna de agua. Se infiere que este aumento está dado por resuspensión del sedimento rico en sales insolubles de Ca-P a través de la bioturbación. Una consecuencia, que a su vez

retroalimenta al proceso de invasión, es el incremento de las concentraciones de Ca requerido por la especie, aumentando de este modo la invasibilidad.

- La reducción observada en abundancia de los bivalvos nativos y organismos del grupo funcional colectores-filtradores (e.g. gastrópodos, coleópteros y tricópteros) es interpretada como consecuencia de la competencia por el recurso alimento, que fue limitado en los sitios estudiados caracterizados por oligotrofia.
- Contrariamente, algunos Ephemeroptera experimentaron crecimientos en abundancia. Este patrón se observó en algunas especies recolectoras, que muestran una forma corporal hidrodinámica y son buenas nadadoras. Estas características permiten mejores oportunidades en la obtención del alimento, que pudo favorecerse por la acción bioturbadora de *C. fluminea*.
- No se observó un impacto de invasión en los grupos algales del fitoplancton, pero sí se vieron afectadas la riqueza y estructura de los ensamblajes del fitobentos, en los que la presencia de la almeja asiática pudo causar la predominancia de especies algales que forman colonias largas capaces de extenderse más allá de la capa límite de los microambientes turbios causados por la bioturbación del invasor, lo que les permite alcanzar la luz, menos accesible para otras especies más pequeñas.
- Entre los impactos destacados relacionados con la presencia de *Corbicula fluminea* en los ecosistemas acuáticos estudiados cabe mencionar cierta homogeneización de la fauna de invertebrados y del fitobentos. Los análisis multivariados demostraron una gran similitud entre los sitios invadidos, tanto en el caso de los invertebrados como del fitobentos, aún cuando en ambos casos se trata de muestras provenientes de diferentes tipos de hábitat (uno lótico y otro léntico), lo que no se observa en los casos no invadidos, que se diferencian significativamente.
- La presencia de la especie invasora *C. fluminea* ejerce una influencia homogeneizadora del ecosistema bentónico y con ello una pérdida de diversidad beta (número de especies distintas respecto al conjunto de especies de todos los sitios).
- En ausencia de control, la invasión de *C. fluminea* en los ecosistemas acuáticos de la Patagonia podría continuar su avance, aunque con un ritmo lento a causa de la temperatura y con densidades relativamente bajas por la escasez de alimento, típico de los ecosistemas oligotróficos. La consecuencia inmediata será una

alteración de las características químicas del agua, la homogeneización de las comunidades bentónicas, la disminución y posible pérdida de especies nativas.

- Se recomienda mejorar el control sobre el principal vector detectado en este estudio, que es la pesca con carnada viva, así como también profundizar las investigaciones acerca de otros potenciales vectores, tales como el transporte antrópico en embarcaciones o vestimenta, y natural por medio de peces y aves.

REFERENCIAS

- Abbott, T. M. (1977). Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) vertical distributions in Dale Hollow Reservoir, Tennessee. In Proceedings, First International *Corbicula* Symposium (pp. 111-118).
- Acker, F. (2002). Analysis of Soft Algae and Enumeration of Total Number of Diatoms in USGS NAWQA Program Quantitative Targeted-Habitat (RTH and DTH) Samples. Protocol P-1363. In: Charles D.F., Knowles C., and Davis R.S. (eds.), Protocols for the analysis of algal samples collected as part of the US Geological Survey National Water-Quality Assessment Program. Report 02- 06, Patrick Center for Environmental Research. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
- AIC (2011). Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro. Secretaría de Gestión Ambiental. Índices de calidad del agua y síntesis de la situación ambiental de La Cuenca. 75 pp.
- AIC (2016). Autoridad Interjurisdiccional de las cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro. Informe calidad del agua y estado trófico de embalses. Argentina. 26 pp http://www.aic.gob.ar/sitio/archivos/201806/2.%20calidad%20del%20agua%20de%20embalses%20aic_marzo%202016.pdf
- Alarie, Y., Michat, M. C., Nilsson, A. N., Archangelsky, M. & Hendrich, L. (2009). Larval morphology of *Rhantus* Dejean, 1833 (Coleoptera: Dytiscidae: Colymbetinae): descriptions of 22 species and phylogenetic considerations. *Zootaxa*, 2317, 1-102.
- Alcaraz, C., Vila-Gispert, A., & García-Berthou, E. (2005). Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. *Diversity and distributions*, 11(4), 289-298.
- Aldridge, D. W. & McMahon, R. F. (1978). Growth, fecundity and bioenergetics in a natural population of the Asiatic freshwater clam *Corbicula manilensis* Phillippi, from North Central Texas. *Journal of Molluscan Studies*, 44: 49–70.
- Aldridge, D. C., & Müller, S. J. (2001). The Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in Britain: current status and potential impacts. *Journal of Conchology*, 37, 177.
- Aldridge, D. C., Fayle, T. M., & Jackson, N. (2007). Freshwater mussel abundance predicts biodiversity in UK lowland rivers. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 17(6), 554-564.
- Aldridge, D., Madhyastha, A. & Van Damme, D. (2012). *Corbicula fluminea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T155736A735697. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T155736A735697.en>
- Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*. Springer Science & Business Media.
- Allendorf, F. W., & Lundquist, L. L. (2003). Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, 24-30.
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 3(1), 52-66.
- Alvarez-Lajonchère, L., & Ibarra-Castro, L. (2012). Relationships of maximum length, length at first sexual maturity, and growth performance index in nature with absolute growth rates of intensive cultivation of some tropical marine fish. *Journal of the World Aquaculture Society*, 43(5), 607-620.
- APHA (1992). American Public Health Association. Water Pollution Control Federation. Standard methods for the examination of water and wastewater, 15.
- APHA (1995). American Public Health Association. Standard methods for the examination of water and wastewater. APHA. AWWA and WPCF, ninetieth ed., Washington DC, USA.
- APHA (2001). American Public Health Association. Standard Methods for the examination of water and wastewater. American Water Works Association, Hanover, Maryland USA.
- Araujo, R., Moreno, D. & Ramos, R.A. (1993). The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe. *American Malacological Bulletin*. 10, 39–49.
- Archangelsky, M. (1997). Studies on the biology, ecology, and systematics of the immature stages of New World Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia). Ohio Biological Survey, College of Biological Sciences, the Ohio State University.
- Archuby, F.; Macchi, P. & Darrigran, G. (2013). *Corbicula fluminea* (Müller 1774) (Corbiculidae) en el Alto Valle del Río Negro. I Congreso Argentino de Malacología, UNLP, La Plata.
- Asmus R.M. & Asmus H. (1991). Mussel beds: limiting or promoting phytoplankton? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 148, 215-232.
- Bachmann A.O. (1981). Insecta, Hemiptera, Corixidae. En: Ringuelet, A. (dir.), Fauna de Agua Dulce de la República Argentina, FECIC, Bs.As., 35(2): 1-270

- Bachmann, V., Beisel, J. N., Usseglio-Polatera, P., & Moreteau, J. C. (2001). Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. *Archiv für Hydrobiologie*, 263-281.
- Bai, X., Ding, S., Fan, C., Liu, T., Shi, D., & Zhang, L. (2009). Organic phosphorus species in surface sediments of a large, shallow, eutrophic lake, Lake Taihu, China. *Environmental Pollution*, 157(8-9), 2507-2513.
- Baigún, C., Mugni, H., & Bonetto, C. (2006). Nutrient concentrations and trophic state of small Patagonian Andean lakes. *Journal of Freshwater Ecology*, 21(3), 449-456.
- Baker, A. M., Bartlett, C., Bunn, S. E., Goudkamp, K., Sheldon, F., & Hughes, J. M. (2003). Cryptic species and morphological plasticity in long-lived bivalves (Unionoida: Hyriidae) from inland Australia. *Molecular Ecology*, 12(10), 2707-2717.
- Barba-Macías, E. & C. Trinidad-Ocana (2017). Nuevos registros de la almeja asiática invasora *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Veneroida: Cyrenidae) en humedales de las cuencas Papaloapan, Grijalva y Usumacinta. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 450-453.
- Barbour, M. T., Gerritsen, J., Snyder, B. D. & Stribling, J. B. (1999). Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers. USEPA, Washington.
- Bartoli, M., Naldi, M., Nizzoli, D., Roubaix, V., & Viaroli, P. (2003). Influence of clam farming on macroalgal growth: a microcosm experiment. *Chemistry and Ecology*, 19(2-3), 147-160.
- Batzer, D. P. y Boix, D. (2016). An Introduction to Freshwater Wetlands and Their Invertebrates. In *Invertebrates in Freshwater Wetlands* (pp. 1-23). Springer International Publishing.
- Batzer, D. P., Rader, R. B., & Wissinger, S. A. (Eds.). (1999). *Invertebrates in freshwater wetlands of North America: ecology and management*. John Wiley & Sons.
- Bayne, B. L., & Scullard, C. (1977). Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (Bivalvia: Mollusca). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 57(2), 355-369.
- Bazzanti, M., Coccia, C., & Dowgiallo, M. G. (2010). Microdistribution of macroinvertebrates in a temporary pond of Central Italy: taxonomic and functional analyses. *Limnologica*, 40(4), 291-299.
- Bazzaz, F. A. (1986). Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (pp. 96-110). Springer, New York, NY.
- B-Béres, V., Török, P., Kókai, Z., Lukács, Á., Enikő, T., Tóthmérész, B., & Bácsi, I. (2017). Ecological background of diatom functional groups: Comparability of classification systems. *Ecological Indicators*, 82, 183-188.
- Beaver, J. R., Crisman, T. L., & Brock, R. J. (1991). Grazing effects of an exotic bivalve (*Corbicula fluminea*) on hypereutrophic lake water. *Lake and Reservoir Management*, 7(1), 45-51. <https://doi.org/10.1080/07438149109354253>
- Belanger, S.E. (1991). The effect of dissolved oxygen, sediment, and sewage treatment plant discharges upon growth, survival and density of Asiatic clams. *Hydrobiologia*, 218:113-126.
- Belanger, S. E., Farris, J. L., Cherry, D. S., & Cairns Jr, J. (1985). Sediment preference of the fresh-water Asiatic clam, *Corbicula fluminea*. *Nautilus* 99: 66-73
- Bellinger, E.G. & Sigeo, D.C. (2011). *Freshwater Algae. Identification and Use as Bioindicators*. Oxford, UK: WileyBlackwell. 290 pp.
- Belz, C. E., Darrigran, G., Netto, O. S. M., Boeger, W. A., & Ribeiro, P. J. (2012). Analysis of Four Dispersion Vectors in Inland Waters: The Case of the Invading Bivalves in South America. *Journal of Shellfish Research*, 31(3), 777-784.
- Bertrand, C., Devin, S., Mouneyrac, C., & Giambérini, L. (2017). Eco-physiological responses to salinity changes across the freshwater-marine continuum on two euryhaline bivalves: *Corbicula fluminea* and *Scrobicularia plana*. *Ecological Indicators*, 74, 334-342.
- Betancourt, C., & Suárez, R. (2010). Influencia de procesos autóctonos y alóctonos sobre las características físicoquímicas del embalse Paso Bonito, Cienfuegos, Cuba. *Revista internacional de contaminación ambiental*, 26(4), 257-267.
- Bevenger, G. S. & King, R. M. (1995). A pebble count procedure for assessing watershed cumulative effects (Vol. 319). Research Paper. RM-RP-319. US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- Bhattacharya, C. G. (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 115-135.
- Biggs, B.J.F. & Kilroy C. (2000). *Stream periphyton monitoring manual*. National Institute of Water and Atmospheric Research for the New Zealand Ministry for the Environment, Revisado el 19 de noviembre de 2013, disponible en: http://www.smf.govt.nz/results/5092_periphytonmanual.pdf
- Biggs, B.J.F., Stevenson, R.J. & Lowe, R.L. (1998). A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 143, 21-56

- Biggs, R. B. J. H. Sharp, T. M. Church, & J. M. Tramontano (1983) Optical properties, suspended sediments, and chemistry associated with the turbidity maxima of the Delaware Estuary,” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 40, pp. 172–179.
- Blalock, H.N. & Herod, H.J. (1999). A comparative study of stream habitat and substrate utilized by *Corbicula fluminea* in the new river. *Florida Scientist*, 62(2): 145-151.
- Bobeldyk, A. M., Rüegg, J., & Lamberti, G. A. (2015). Freshwater hotspots of biological invasion are a function of species–pathway interactions. *Hydrobiologia*, 746(1), 363-373.
- Boltovskoy D., (2015) *Limnoperna fortunei*, Invading Nature. Springer International Publishing Switzerland. Springer Series in Invasion Ecology 10.
- Boltovskoy, D, Zaguirre, I.I, & Correa, N. (1995). Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. *Hydrobiologia*, 312:171-182.
- Boltovskoy, D., Correa, N., Cataldo, D., Stripeikis, J., & Tudino, M. (1997). Environmental stress on *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Paraná River Delta (Argentina): complex pollution-related disruption of population structures. *Archiv fur Hydrobiologie*, 138(4), 483-507.
- Boltovskoy, D., Karatayev, A., Burlakova, L., Cataldo, D., Karatayev, V., Sylvester, F., & Marinelarena, A. (2009). Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia*, 636(1), 271-284.
- Bonel, N., Solari, L. C., & Lorda, J. (2013). Differences in density, shell allometry and growth between two populations of *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) from the Río de la Plata basin, Argentina. *Malacologia*, 56(1&2), 43-58.
- Bordovskiy, O. K. (1965a) Sources of organic matter in marine basins. *Marine Geology*, 3:5–31
- Bordovskiy, O. K. (1965b) Accumulation of organic matter in bottom sediments. *Marine Geology*, 3, pp. 33–82.
- Borics, G., Abonyi, A., Várbíró, G., Padisák, J., & T-Krasznai, E. (2015). Lake stratification in the Carpathian basin and its interesting biological consequences. *Inland Waters*, 5(2), 173-186.
- Borics, G., Várbíró, G., Grigorszky, I., Krasznai, E., Szabó, S., & Kiss, K. T. (2007). A new evaluation technique of potamo-plankton for the assessment of the ecological status of rivers. *Large Rivers*, 466-486.
- Borics, G., Tóthmérész, B., Várbíró, G., Grigorszky, I., Czébely, A., & Görgényi, J. (2016). Functional phytoplankton distribution in hypertrophic systems across water body size. *Hydrobiologia*, 764(1), 81-90.
- Bourrelly, P. (1972). Les algues d’eau douce: initiation á la systematique: Les Algues Vertes. N. Boubée / Cie. Vol. 1, 511 pp.
- Branquart, E. (2007). Alert, black and watch lists of invasive species in Belgium. Harmonia version 1.2, Belgian Forum on Invasive species, Revisado el 18/11/2013 <http://ias.biodiversity.be>
- Britton, J. C., & Morton, B., (1979). *Corbicula* in North America: The evidence reviewed and evaluated. In J. C. Britton, J. S. Mattice, C. E. Murphy, & L. W. Newland, (Eds.), *Proceedings, first international Corbicula symposium* (pp. 249–287). Christian University Research Foundation Publication.
- Brooks, R. T. (2000). Annual and seasonal variation and the effects of hydroperiod on benthic macroinvertebrates of seasonal forest (“vernal”) ponds in central Massachusetts, USA. *Wetlands*, 20(4), 707-715.
- Brown, R. S., & Hershey, A. E. (2019). Potential effects of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* on methane cycling processes in an urban stream. *Biogeochemistry*, 144(2), 181-195.
- Bugnot, A. B., Coleman, R. A., Figueira, W. F., & Marzinelli, E. M. (2016). Effects of the receiving assemblage and disturbance on the colonisation of an invasive species. *Marine biology*, 163(7), 155.
- Byrne R.A. & McMahon R.F. (1994). Behavioural and physiological responses to emersion in freshwater bivalves. *American Zoologist*, 34,194-204.
- Byrne, M., & Vesk, P. A. (1996). Microanalysis of elements in granules in *Hyridella depressa* (Bivalvia): Multivariate analysis and biomonitoring potential. *Australasian Journal of Ecotoxicology*, 2(2), 91-97.
- Byrne, M., & Vesk, P. A. (2000). Elemental composition of mantle tissue granules in *Hyridella depressa* (Unionida) from the Hawkesbury-Nepean River system, Australia: inferences from catchment chemistry. *Marine and freshwater research*, 51(2), 183-192.
- Byrne, M., Phelps, H., Church, T., Adair, V., Selvakumaraswamy, P., & Potts, J. (2000). Reproduction and development of the freshwater clam *Corbicula australis* in southeast Australia. *Hydrobiologia*, 418(1), 185-197.
- Caffrey, J., Evers, S. L., Millane, M., & Moran, H. (2011). Current status of Ireland's newest invasive species-the Asian clam *Corbicula fluminea* (Mueller, 1774). *Aquatic Invasions*, 6(3), 291-299.
- Cao L, Damborenea C, Penchaszadeh PE, & Darrigran G (2017) Gonadal cycle of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in Pampean streams (Southern Neotropical Region). *PLoS ONE* 12(10): 1-16.

- Cárdenas, L., Leclerc, J. C., Bruning, P., Garrido, I., Détrée, C., Figueroa, A., ... & Pardo, L. (2020). first mussel settlement observed in Antarctica reveals the potential for future invasions. *Scientific reports*, 10(1), 1-8.
- Carlson, D. J., Townsend, D. W., Hilyard, A. L., & Eaton, J. F. (1984). Effect of an intertidal mudflat on plankton of the overlying water column. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(10), 1523-1528.
- Carter, M. R. (Ed.). (1993). *Soil sampling and methods of analysis*. CRC press.
- Cataldo, D. H. (2001). *Dinámica poblacional y potencial bioindicador de contaminación acuática del molusco bivalvo *Corbicula fluminea* en el delta del Río Paraná* (Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales).
- Cataldo, D., & Boltovskoy, D. (1998). Population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Paraná river delta (Argentina). *Hydrobiologia*, 380(1-3), 153-163.
- Cataldo, D. & Boltovskoy, D. (1999). Population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Paraná river delta (Argentina). *Hydrobiologia* 380: 153-163.
- Cataldo, D. & Boltovskoy, D. (2000). Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the lower Paraná river and the Río de la Plata estuary (Argentina). *Aquatic Ecology*, 34: 307–317.
- Cataldo, D., Colombo, J. C., Boltovskoy, D., Bilos, C. & Landoni, P. (2001). Environmental toxicity assessment in the Parana river delta (Argentina): simultaneous evaluation of selected pollutants and mortality rates of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) early juveniles. *Environmental Pollution*, 112(3),379–389.
- Cazzaniga, N.J. (1997). Asiatic Clam, *Corbicula fluminea*, reaching Patagonia (Argentina), *Journal of Freshwater Ecology*, 4: 429-630.
- Cazzaniga, N. J., & Pérez, C. (1999). Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in northwestern Patagonia (Argentina).
- CDB. (2009). Conferencia de las Partes COP 6, Decisión VI/23: Especies exóticas que amenazan a los ecosistemas, los hábitas o las especies. Convenio sobre Diversidad Biológica. Disponible en www.cbd.int/decision/cop/?id=7197 (consultado en agosto de 2016).
- CDB. (2010). Cuarto Informe Nacional para la Conferencia de las partes del Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB). Jefatura de Gabinete de Ministros, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. República Argentina. <https://www.cbd.int/doc/world/ar/ar-nr-04-es.pdf>
- Cenzano, C. S. S., & Würdig, N. L. (2006). Spatial and temporal variations of the benthic macrofauna in different habitats of a lagoon of the northern coastal system of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18(2), 153-163.
- Céréghino, R., Santoul, F., Compin, A., & Mastrorillo, S. (2005). Using self-organizing maps to investigate spatial patterns of non-native species. *Biological Conservation*, 125(4), 459-465.
- Chappell, J., Whitmire, S., & Marti, G. (2019). Effects of *Corbicula fluminea* on the nutrient concentration and phytoplankton biomass of tropical reservoirs. *International Aquatic Research*, 11(4), 401–415.
- Chatarpaul, L., Robinson, J. B., & Kaushik, N. K. (1980). Effects of tubificid worms on denitrification and nitrification in stream sediment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(4), 656-663.
- Checa, A. y Domènech, R. (2009). Clase Bivalvia. En Martínez Chacón, M.L. y Rivas, P., ed. *Paleontología de invertebrados*. Sociedad Española de Paleontología, Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada. pp. 235-271. ISBN 978-84-613-4625-7.
- Chen, M., Ding, S., Liu, L., Xu, D., Gong, M., Tang, H., & Zhang, C. (2016). Kinetics of phosphorus release from sediments and its relationship with iron speciation influenced by the mussel (*Corbicula fluminea*) bioturbation. *Science of the Total Environment*, 542, 833-840.
- Cherry, D. S., Scheller, J. L., Cooper, N. L., & Bidwell, J. R. (2005). Potential effects of Asian clam (*Corbicula fluminea*) die-offs on native freshwater mussels (Unionidae) I: water-column ammonia levels and ammonia toxicity. *Journal of the North American Benthological Society*, 24(2), 369-380.
- Cherry, D. S., R. L. Roy, R. A. Lechleitner, P. A. Dunhardt, G. T. Peters, & J. Cairns. (1986). *Corbicula* invasion in the New River with fouling and control measures at the Celco Plant. Second International *Corbicula* Symposium. *American Malacological Bulletin* 2:69–81.
- Clarke, A. H. (1988). Aspects of corbiculid-unionid sympatry in the United States. *Malacology Data Net*, 2(3/4), 57-99.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities. An approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. PRIMER-E: Plymouth
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2006). *PRIMER v6: User manual/tutorial*: Plymouth. Plymouth, UK: Primer-E, Ltd.
- Cloern, J. E. (1982). Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco Bay. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 9(2), 191-202.

- Coelho, J. P., Lillebø, A. I., Crespo, D., Leston, S., & Dolbeth, M. (2018). Effect of the alien invasive bivalve *Corbicula fluminea* on the nutrient dynamics under climate change scenarios. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 204, 273-282.
- Cohen, R.R.H., Dresler, P.V., Phillips, E.J.P. & Cory, R.L. (1984). The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on phytoplankton on the Potomac River, Maryland. *Limnology and Oceanography*, 29, 170-180
- Collins, S. E., & Flotemersch, J. E. (2014). Evaluation of the sounding rod method for sampling coarse riverbed sediments in non-wadeable streams and rivers. *River research and applications*, 30(8), 1065-1069.
- Cordeiro, J. R., & MacWilliams, S. (1999). Occurrence of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Sphaeriacea: Corbiculidae) in Colorado. *Veliger*, 42(3), 278-280.
- CORFLU/EEI/NA004, (2013). Catálogo español de Especies Exóticas Invasoras. CORFLU/EEI/NA004 *Corbicula fluminea* (Müller, 1774). Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Gobierno de España 5pp.
- Corigliano, M. & Malpassi, R. (1993). Macroinvertebrados en la confluencia de dos ríos de llanura. XVI Reunion Argentina de Ecología. Resúmenes, 346 pp.
- Counts, C.L. (1986). The zoogeography and history of the invasion of the United States by *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). *American Malacological Bulletin* 1986: 7-39.
- Covich, A. P., Austen, M. C., Bärlocher, F., Chauvet, E., Cardinale, B. J., Biles, C. L., ... & Statzner, B. (2004). The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *BioScience*, 54(8), 767-775.
- Cranston, P. S. (2000). Electronic guide to the Chironomidae of Australia. <http://entomology.ucdavis.edu/chiropage/index.html>.
- Crespo, D., Dolbeth, M., Leston, S., Sousa, R., & Pardal, M. Â. (2015). Distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the invaded range: a geographic approach with notes on species traits variability. *Biological Invasions*, 17(7), 2087-2101.
- Crooks, J. A. (2001). Assessing invader roles within changing ecosystems: historical and experimental perspectives on an exotic mussel in an urbanized lagoon. *Biological Invasions*, 3(1), 23-36.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.
- Cuezzo, M. G., Gregoric, D. E. G., Pointier, J. P., Vázquez, A. A., Ituarte, C., Dreher-Mansur, M. C., ... & Damborenea C. (2020). Phylum Mollusca. In Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates* (pp. 261-430). Academic Press.
- Cummings, K. S., & Graf, D. L. (2010). Mollusca: bivalvia. In *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates* (pp. 309-384). Academic Press.
- Cushing, C. E., Cummins, K. W., & Minshall, G. W. (Eds.). (2006). *River and Stream Ecosystems of the World: With a New Introduction*. Univ of California Press.
- DAISIE (2008). Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. Species accounts of 100 of the most invasive alien species in Europe. In: *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht, pp 269-474
- Damborenea, C. y Penchaszadeh, P. (2006). Biología reproductiva de *Limnoperna fortunei*. En: Darrigran, G. 1992. Nuevos datos acerca de la distribución de las especies del género *Corbicula* (Bivalvia, Sphaeriacea) en el área del Río de la Plata, República Argentina. *Notas Museo La Plata* 21 (Zool. 210): 143-148.
- Dame, R.F. (1996). *Ecology of Marine Bivalves: an ecosystem approach*. CRS Press, New York, 254 p
- Daniele, C., Ríos, D., De Paula, M., & Frassetto, A. (2005). Impacto y riesgo de la expansión urbana sobre los valles de inundación en la Región Metropolitana de Buenos Aires. *Situación ambiental Argentina*, 457-461.
- Darrigran, G. (1991). Competencia entre dos especies de Pelecípodos invasores: *Corbicula fluminea* (Müller 1774) y *C. largillierti* (Philippi, 1844) en el litoral argentino del estuario del Río de la Plata. *Biología Acuática*, 15(2).
- Darrigran, G. (1992a). Nuevos datos acerca de la distribución de las especies del género *Corbicula* (Bivalvia, Sphaeriacea) en el área del Río de la Plata, República Argentina. *Notas Museo La Plata* 21 (Zool. 210): 143-148.
- Darrigran, G. (1992b). Variación temporal y espacial de la distribución de las especies del género *Corbicula* Megerle 1811 (Bivalvia, Corbiculidae) en el esturio del Río de la Plata, República Argentina. *Neotrópica*:38(99):59-63.
- Darrigran, G. (2002). Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions*, 4: 145-156.
- Darrigran, G. (2005). Prevención y control de bivalvos de agua dulce—Caso “Mejillón Dorado” em la Región Neotropical. *Ecologia de Reservatórios—Impactos Potenciais, Ações de Manejo e Sistemas em Cascata*. Ed RiMa, São Carlos (SP), 235-250.

- Darrigran, G. & Maroñas M.E. (1989). Crecimiento de las poblaciones naturales de *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) y *C. largillierti* (Philippi, 1844) (Bivalvia: Sphaeriacea) en el litoral de Punta Blanca, estuario de Río de la Plata, República Argentina. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 56-57: 139-157.
- Darrigran, G., & Colautti, D. (1994). Potencial control biológico del molusco invasor *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) en el Río de la Plata. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 7, 368-373.
- Darrigran, G., & Armengol, M. (1998). Distribución, estructura y composición de la malacofauna presentes en substrato duro de la costa argentina del Río de La Plata. *Gayana Zoología*, 62(1), p79-89.
- Darrigran, G. & Pastorino G. (2004). Distribution of the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Family Mytilidae) after 10 years invading America. *J Conchol Special Publication 3*: 95–102.
- Darrigran, G. & Damborenea, C. (2005a). A bioinvasion history in South America. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), the golden mussel. *American Malacological Bulletin*, 20 (1/2):105-113
- Darrigran, G. & Damborenea, C. (2005b). La almeja de agua dulce *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) En: *Invasores Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina alemana*. Eudeba, Buenos Aires, pp: 133-177.
- Darrigran, G. & Damborenea, M. C. (2006). Bio-Invasiones. En Darrigran, G. y Damborenea, M. C. (Eds.). *Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano*. Argentina, La Plata: EDULP. ISBN 950340367. La Plata. 220 pp.
- Darrigran, G. & Damborenea, C. (2011). Ecosystem Engineering Impact of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science*, 28(1):1-7.
- Darrigran, G. & Torres, S. (2014). Especies invasoras y conservación. In: Calcagno, J.A. (Ed.), *Los invertebrados marinos*, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, pp. 335–352.
- Darrigran, G. & Damborenea, C. (2015). Strategies and Measures to Prevent Spread. In: D. Boltovskoy (ed.), *Limnoperna fortunei*, *Invading Nature - Springer International Publishing Switzerland - Springer Series in Invasion Ecology 10*, (eBook).
- Darrigran, G. & Brea, F. (2017). Especies de Bivalvos invasores y sus efectos en ambientes de agua dulce. *MOLUSCOS INVASORES DE CHILE*. Documento del Taller Moluscos Exóticos Invasores en Chile: Efectos en la Biodiversidad. p. 43 - 56
- Darrigran, G., Penchaszadeh, P., & Damborenea, M. C. (1999). The reproductive cycle of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) from a neotropical temperate locality. *Journal of Shellfish Research*, 18(2), 361-365.
- Darrigran, G., Damborenea, C. & Greco, N. (2007). Freshwater invasive bivalves in man-made environments: A case study of larvae biology of *Limnoperna fortunei* in a Hydroelectric Power Plant in South America. *AMBIO*, 36(7):575-579.
- Darrigran, G., Vilches, A., & Legarralde, T. (2008). Desinterés del Pasado, Decisiones del Futuro: Educación para prevenir las invasiones biológicas. *Revista de Educación en Biología*, 11(1), 37-44.
- Darrigran, G., Damborenea, C., & Tambussi, A. (2011). *Pomacea canaliculata* (Mollusca, Gastropoda) in Patagonia: potential role of climatic change in its dispersion and settlement. *Brazilian Journal of Biology*, 71(1), 8-13.
- Darrigran, G., Archuby, F., & Dreher-Mansur, M.C., (2012a). Manejo Integrado de Especies Invasoras Moluscos Limnicos Invasores no Brasil. *Biologia, prevenção, controle*. Porto Alegre; p. 383-388.
- Darrigran, G.; Martin, S. M.; Gullo, B. & Armendariz L. (1998). Macroinvertebrados associated to *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae). Río de la Plata, Argentina. *Hydrobiologia*. Holanda.
- Darrigran, G., Penchaszadeh, P., Damborenea, C., & Greco, N. (2002). Abundance and distribution of golden mussel *Limnoperna fortunei* larvae in a Hydroelectric Power Plant in South America. In *Proceedings 11th International Conference an Aquatic Invasive Species* (pp. 310-314).
- Darrigran, G., Damborenea, C., Penchaszadeh, P. & Taraborelli, C. (2003). Reproductive stabilization of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae) after ten years of invasion in the Americas. *Journal of Shellfish Research*, 22 (1): 141-146;
- Darrigran, G., Damborenea, C., Drago, E., Ezcurra de Drago, I., Paira, A. & Archuby, F. (2012b). Invasion process of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae): The case of Uruguay River and emissaries of the Esteros del Iberá Wetland (Argentina). *Zoologia*, 29(6): 531-539.
- Darrigran, G., Ignacio, A.-P., Cardoso, F., Carranza, A., Collado, G., Correoso, M., Letelier, S., Ludwig, S., Cristina, M., Guido, M., Penchaszadeh, P., Peralta, C., Rebolledo, A., & Rumi, A. (2020). Non-native mollusks throughout South America: emergent patterns in an understudied continent. *Biological Invasions*, 22(3), 853-871.
- Davis, W. R. (1993). The role of bioturbation in sediment resuspension and its interaction with physical shearing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 171(2), 187-200.
- Davis, H. G. (2005). r-Selected traits in an invasive population. *Evolutionary Ecology*, 19(3), 255-274.
- Davis, M. A. (2009). *Invasion biology*. Oxford University. 288 pp. ISBN: 9780199218769

- Davis, H. G., Taylor, C. M., Civille, J. C., & Strong, D. R. (2004). An Allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a Pacific estuary. *Journal of Ecology*, 92(2), 321-327.
- Dawson, F. H. (1981). The downstream transport of fine material and the organic matter balance for a section of a small chalk stream in southern England. *The Journal of Ecology*, 367-380.
- De Aparicio, F. O., & Difrieri, H. A. (1985). *La Argentina. Suma de Geografías*. Buenos Aires: Tomo I, Peuser.
- de Mendoza, G., Rico, E., & Catalan, J. (2012). Predation by introduced fish constrains the thermal distribution of aquatic Coleoptera in mountain lakes. *Freshwater Biology*, 57(4), 803-814.
- De Stasio, B. T., Schrimpf, M. B., Beranek, A. E., & Daniels, W. C. (2008). Increased Chlorophyll a, phytoplankton abundance, and cyanobacteria occurrence following invasion of Green Bay, Lake Michigan by dreissenid mussels. *Aquatic Invasions*, 3(1), 21-27.
- Dei Tos, C., Quagio-Grassiotto, I., & Sarah Mazzoni, T. (2016). Cellular development of the germinal epithelium during the gametogenic cycle of the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). *Revista de biologia tropical*, 64(2), 521-536.
- Del Valle, H. F. (1998). Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral*, 8(02), 103-123.
- Della Bella, V., Bazzanti, M. y Chiarotti, F. (2005). Macroinvertebrate diversity and conservation status of Mediterranean ponds in Italy: water permanence and mesohabitat influence. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(6), 583-600.
- Den Hartog, C., Van den Brink, F. W. B., & Van der Velde, G. (1992). Why was the invasion of the River Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? *Journal of Natural History*, 26(6), 1121-1129.
- Denton, M. E., Chandra, S., Wittmann, M. E., Reuter, J., & Baguley, J. G. (2012). Reproduction and population structure of *Corbicula fluminea* in an oligotrophic subalpine lake. *Journal of Shellfish Research*, 31(1), 145-152.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, Y. C. (2014). *InfoStat versión 2014*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dias, E., Morais, P., Antunes, C., & Hoffman, J. C. (2014). Linking terrestrial and benthic estuarine ecosystems: organic matter sources supporting the high secondary production of a non-indigenous bivalve. *Biological invasions*, 16(10), 2163-2179.
- Dias, E., Morais, P., Cotter, A. M., Antunes, C., & Hoffman, J. C. (2016). Estuarine consumers utilize marine, estuarine and terrestrial organic matter and provide connectivity among these food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 554, 21-34.
- Díaz, M., Pedrozo, F., Reynolds, C., & Temporetti, P. (2007). Chemical composition and the nitrogen-regulated trophic state of Patagonian lakes. *Limnologia*, 37(1), 17-27.
- Dick, J. T., & Platvoet, D. (2000). Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1447), 977-983.
- Dijkstra, M. L., Auer, M. T., Kuczynski, A., & Lambert, R. (2020). Determination of bioavailable phosphorus in water samples using bioassay methods. *MethodsX*, 7, 100807.
- DMA (2005). *Metodología para el establecimiento de estado ecológico según la Directiva MARCO del Agua*. Protocolos de muestreo y análisis para fitobentos. Ed. Urs. Confederación Hidrográfica del Ebro. Ministerio de Medio Ambiente. España.
- Domínguez, E. & Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología*. Tucumán: Fundación Miguel Lillo.
- Drago, E., & Quiros, R. (1995). The hydrochemistry of the inland waters of Argentina: a review. *International Journal of Salt Lake Research*, 4(4), 315-325.
- Dreher-Mansur, M. C., & Garces, L. M. M. P. (1988). Ocorrencia e densidade de *Corbicula fluminea* (Mueller, 1774) e *Neocorbicula limosa* (Maton, 1811) na estacao ecologica do Taim e areas adjacentes, Rio Grande do Sul, Brasil (Mollusca, Bivalvia, Corbiculidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 68, 99-115.
- Dreher-Mansur, M. C., Valer, R. M., & Aires, N. C. M. (1994). Distribuição e preferências ambientais dos moluscos bivalves do açude do Parque de Proteção Ambiental COPESUL, município de Triunfo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biociências*, 2(1), 27-45.
- Dreher-Mansur, M. C., Santos, C. P. D., Darrigran, G., Heydrich, I., Callil, C. T., & Cardoso, F. R. (2003). Primeiros dados quali-quantitativos do mexilhão-dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker), no Delta do Jacuí, no Lago Guaíba e na Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil e alguns aspectos de sua invasão no novo ambiente. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(1), 75-84.
- Dreher-Mansur, M. C., Santos, C. P., Pereira, D., Paz, I. P., Zurita, M. L., Rodriguez, M. R., ... & Bergonci, P. A. (2012). *Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção e controle*. Porto Alegre: Redes Editora.

- Dreier, H., & Tranquilli, J. A. (1981). Reproduction, growth, distribution, and abundance of *Corbicula* in an Illinois cooling lake. Illinois Natural History Survey Bulletin 32: 378–393
- Driscoll, E. G. (1975). Sediment-animal-water interaction, Buzzards Bay, Massachusetts. Journal of Marine Research, 33, 275-302.
- Duarte, M. M., & Diefenbach, C. O. (1994). Microdistribution and abundance of freshwater mussels (Mollusca: Unionacea and Corbiculacea) in Suzana lake, southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 29(4), 233-250.
- Eagar, R. M. C. (1978). Shape and function of the shell: a comparison of some living and fossil bivalve molluscs. Biological Reviews, 53(2), 169-210.
- Eckbald, J. Mr. (1975). The Asian clam *Corbicula* in the Upper Mississippi River. The Nautilus 89:4.
- Eckmann, R. (2004). Overwinter changes in mass and lipid content of *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. Journal of Fish Biology, 65(6), 1498-1511.
- Ekhholm, P. (2008). N: P ratios in estimating nutrient limitation in aquatic systems. Finnish Environment Institute, 11-14.
- Elton, C. S. Eds (2020). The ecology of invasions by animals and plants. Springer Nature.
- Eng, L. L. (1979). Population dynamics of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in the concrete-lined Delta-Mendota canal of Central California. In Proceedings, First International *Corbicula* Symposium. Texas Christian University, Fort Worth, Texas (pp. 39-68).
- Englund, V. P., & Heino, M. P. (1996). Valve movement of the freshwater mussel *Anodonta anatina*: a reciprocal transplant experiment between lake and river. Hydrobiologia, 328(1), 49-56.
- Epler, J. H. (2001). Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, including Florida. Special Publication SJ2001-SP13. North Carolina Department of Environment and Natural Resources, Raleigh, NC, and St. Johns River Water Management District, Palatka, FL, 526.
- Ertel, J. R. & J. I. Hedges (1984) The lignin component of humic substances: Distribution among soil and sedimentary humic, fulvic, and base-insoluble fractions. Geochimica et Cosmochimica Acta, 48, pp. 2065–2074.
- Ertel, J. R., J. I. Hedges, A. H. Devol & J.E. Richey (1986). Dissolved humic substances of the Amazon River system,” Limnology and Oceanography, 31, pp. 739–754.
- Euliss, N. H., LaBaugh, J. W., Fredrickson, L. H., Mushet, D. M., Laubhan, M. K., Swanson, G. A. y Nelson, R. D. (2004). The wetland continuum: a conceptual framework for interpreting biological studies. Wetlands, 24(2), 448-458.
- Ezcurra de Drago, I.; Montalto, L. & Oliveros, O.B., (2006). Desarrollo y Ecología Larval de *Limnoperna fortunei*. En: Darrigran y Damborenea (Eds.) Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Edulp, La Plata, 2006. 220 pp.
- Ferguson, J. F., Jenkins, D., & Eastman, J. (1973). Calcium phosphate precipitation at slightly alkaline pH values. Journal (Water Pollution Control Federation), 620-631.
- Fernández, H. y Domínguez, E. (2001). Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos Sudamericanos. Entomotropica, 16(3), 219.
- Ferreira-Rodríguez, N., Fernández, I., Varandas, S., Cortes, R., Cancela, M. L., & Pardo, I. (2017). The role of calcium concentration in the invasive capacity of *Corbicula fluminea* in crystalline basins. Science of The Total Environment, 580, 1363-1370.
- Figuerola, J. & Green, A. J. (2002). Dispersal of aquatic organisms by water birds: a review of past research and priorities for future studies. Freshwater Biology 47, 483–494.
- Fletcher, W. J. (1984). Intraspecific variation in the population dynamics and growth of the limpet, *Cellana tramoserica*. Oecologia, 63(1), 110-121.
- Flynn, B. (2016). Invasive Clams in Seneca Lake: An overview of the *Corbicula fluminea* (Asian Clams) Invasion, Implications on Lake Ecology, and Potential Treatments. Activo el 15 de junio, 15:37 <http://people.hws.edu/halfman/Spr12GrpSIE/Bart%20Flynn%20Poster.pdf>
- Foe, C., & Knight, A. (1986). Growth of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) fed artificial and algal diets. Hydrobiologia, 133(2), 155-164.
- Forsberg C, & Ryding SO, (1980). Eutrophication parameters and trophic state indices in 30 Swedish waste-receiving lakes. Archiv für Hydrobiologie, 89:189–207.
- Franco, J. N., Ceia, F. R., Patrício, J., Modesto, V., Thompson, J., Marques, J. C., & Neto, J. M. (2012). Population dynamics of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in mesohaline and oligohaline habitats: Invasion success in a Southern Europe estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 112, 31-39.
- Francoeur, S. N., Rier, S. T., & Whorley, S. B. (2013). Methods for sampling and analyzing wetland algae. In Wetland techniques (pp. 1-58). Springer, Dordrecht.
- Frankham, R., Bradshaw, C. J., & Brook, B. W. (2014). 50/500 rules need upward revision to 100/1000—response to Franklin et al. Biological Conservation, 176, 286.
- French, J. R., & Schloesser, D. W. (1991). Growth and overwinter survival of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in the St. Clair River, Michigan. Hydrobiologia, 219(1), 165-170.

- Fry, J. C. (1982). Interactions between bacteria and benthic invertebrates. In *Sediment microbiology*, ed. by D. B. Dedwell and C. M. Brown, New York, Academic Press.
- Fuller, S. C., & Lutz, R.A. (1989). Shell morphology of larval and post-larval mytilids from the North-Western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 69: 181–218.
- Gabellone, N. A. y R. Sarandón (coord.) (1996). Estudio del impacto ambiental de la flexibilización en las normas de manejo de agua de la presa Piedra de Águila (río Limay; Neuquén, Río Negro), Informe final, Autoridad Interjurisdiccional de las cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro (AIC).
- Gallardo, B., Bogan, A. E., Harun, S., Jainih, L., Lopes-Lima, M., Pizarro, M., ... & Zieritz, A. (2018). Current and future effects of global change on a hotspot's freshwater diversity. *Science of the Total Environment*, 635, 750-760.
- Gama, M., Crespo, D., Dolbeth, M., & Anastácio, P. (2016). Predicting global habitat suitability for *Corbicula fluminea* using species distribution models: The importance of different environmental datasets. *Ecological Modelling*, 319, 163-169.
- Gama, M., Crespo, D., Dolbeth, M., & Anastácio, P. M. (2017). Ensemble forecasting of *Corbicula fluminea* worldwide distribution: Projections of the impact of climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27(3), 675-684.
- Gardner, J. P. A., & Skibinski, D. O. F. (1991). Biological and physical factors influencing genotype-dependent mortality in hybrid mussel populations. *Marine Ecology Progress Series*, 235-243.
- Gardner, J. P. A., Skibinski, D. O. F., & Bajdik, C. D. (1993). Shell growth and mortality differences between *Mytilus edulis* (L.) and *M. galloprovincialis* (Lmk.) and their hybrids from two sympatric populations in SW England. *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole*, 185, 405-416.
- Gardner J.A. Jr, Woodall W.R. Jr, Straats A.A. Jr & Napoli J.F. (1976). The invasion of the Asiatic clam (*Corbicula manilensis* Philippi) in the Altamaha River, Georgia. *Nautilus*, 90, 117:125.
- Gaspar, M. B., Santos, M. N., Vasconcelos, P., & Monteiro, C. C. (2002). Shell morphometric relationships of the most common bivalve species (Mollusca: Bivalvia) of the Algarve coast (southern Portugal). *Hydrobiologia*, 477(1-3), 73-80.
- Gautreau, E., Volatier, L., Nogaro, G., Gouze, E., & Mermillod-Blondin, F. (2020). The influence of bioturbation and water column oxygenation on nutrient recycling in reservoir sediments. *Hydrobiologia*, 1-14.
- Gayanilo, F. C., Sparre, P., & Pauly, D. (2002). FAO-ICLARM Stock assessment tools (FiSAT). Software version 1.2.0. FAO. Roma.
- Gibbs, R. J. (1970). Mechanisms controlling world water chemistry. *Science*, 170(3962), 1088-1090.
- Giglio, M. L., Dreher-Mansur, M. C., Damborenea, C., Penchaszadeh, P. E., & Darrigran, G. (2016). Reproductive pattern of the aggressive invader *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) in South America. *Invertebrate Reproduction & Development*, 60(3), 175-184.
- Glaubrecht, M., Von Rintelen, T., & Korniusshin, A. V. (2003). Toward a systematic revision of brooding freshwater Corbiculidae in southeast Asia (Bivalvia, Veneroidea): on shell morphology, anatomy and molecular phylogenetics of endemic taxa from islands in Indonesia. *Malacologia*, 45(1), 1-40.
- Golterman, H.L., Clyno, R.S. & Ohsntad, M.A.M. (1978). *Methods for physical and chemical analysis of freshwater*. 2nd ed. Oxford: Blackwell. (JNP Handbook, 8).
- Gómez, N., Sierra, M. V., Cochero, J., Licursi, M. & Bauer, D. E. (2011). Epipellic biofilms as indicators of environmental changes in lowland fluvial systems. *Biofilms: Formation, Development and Properties*. Nova Science Publishers, Inc.[Links], 259-291.
- Gordillo, S., Izeta, A., Costa, T., Boretto, G. & Cattáneo, R. (2013). El “borus” enano de Ongamira: una especie endémica del noroeste de la Provincia de Córdoba en contexto arqueológico de cazadores-recolectores. La Plata 1er. Congreso Argentino de Malacología. 18 al 20 de septiembre de 2013. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).
- Gotelli, N. J. & Ellison, A.M. (2004). *Primer of Ecological Statistics*. Sunderland, MA: Sinauer & Associates. 479 pp.
- Graça, M. A., Pinto, P., Cortes, R., Coimbra, N., Oliveira, S., Morais, M., ... & Malo, J. (2004). Factors affecting macroinvertebrate richness and diversity in Portuguese streams: a two-scale analysis. *International Review of Hydrobiology: A Journal Covering all Aspects of Limnology and Marine Biology*, 89(2), 151-164.
- Grasshoff, K., Kremling, K. & Ehrhardt, M. (Eds.). (2009). *Methods of seawater analysis*. John Wiley & Sons.
- Grime, J.P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester. 456 pp.
- Guiry MD, Guiry GM (2020) *AlgaeBase*. World-wide Electron. Publ. Natl Univ. Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>. Revisado el 30 de julio de 2020.
- Gutiérrez, J.L.C., & Jones C.G. (2008) *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley y Sons, Chichester
- Gutiérrez JL, Jones CG, Strayer DL.

- Gutiérrez, J.L., Jones, C. G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101(1), 79-90.
- Håkanson, L., & Jansson, M. (1983). *Principles of lake sedimentology* (Vol. 316). Berlin: Springer-verlag.
- Hakenkamp, C. C., & Palmer, M. A. (1999). Introduced bivalves in freshwater ecosystems: the impact of *Corbicula* on organic matter dynamics in a sandy stream. *Oecologia*, 119(3), 445-451.
- Hale, S. S. (1975). The role of benthic communities in the nitrogen and phosphorus cycles of an estuary. In *Mineral cycling in south-eastern ecosystems*, ed. by F. G. Howell, J. B. Gentry and M. H. Smith, 291-308. Springfield, Mass., Tech. Info. Center, US Energy Res. Develop. Admin.
- Hale, J. R., Mims, M. C., Bogan, M. T., & Olden, J. D. (2015). Links between two interacting factors, novel habitats and non-native predators, and aquatic invertebrate communities in a dryland environment. *Hydrobiologia*, 746(1), 313-326.
- Hallerman, E. M. (2003). Population viability analysis. Pages 403-417 in E. M. Hallerman, editor. *Population genetics: principles and applications for fisheries scientists*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Hassett, W., Bollens, S. M., Counihan, T. D., Rollwagen-Bollens, G., Zimmerman, J., Katz, S., & Emerson, J. (2017). Veligers of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* in the Columbia River Basin: broadscale distribution, abundance, and ecological associations. *Lake and Reservoir Management*, 33(3), 234-248.
- Havel, J. E., Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., Amalfitano, S., & Kats, L. B. (2015). Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia*, 750(1), 147-170.
- Heaton L, Fullen MA, & Bhattacharrya R. (2016) Critical analysis of the van Bemmelen conversion factor used to convert soil organic matter data to soil organic carbon data: comparative analyses in a UK loamy sand soil. *Espaço Aberto* 6:35–44.
- Heckman, C.W. (2006). *Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata-Anisoptera: Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America*. Springer Science & Business Media.
- Heckman, C.W. (2008). *Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata-Zygotera: Illustrated keys to known families, genera, and species in South America*. Springer Science & Business Media.
- Hedges, J. I., W.A. Clark, P.D. Quay, J. E. Ricihey, A.H. Devol, & U de M Santos, (1986) Compositions and fluxes of particulate organic material in the Amazon River,” *Limnology and Oceanography*, 31, pp. 717– 738.
- Hein, T., Baranyi, C., Herndl, G.J., Wanek, W., & Schiemer, F. (2003). Allochthonous and autochthonous particulate organic matter in floodplains of the River Danube: the importance of hydrological connectivity. *Freshwater Biology*, 48(2), 220-232.
- Heiri, O., Lotter, A. F., & Lemcke, G. (2001) Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology* 25: 101–110.
- Hellström, T. (1996). An empirical study of nitrogen dynamics in lakes. *Water Environment Research*, 68(1), 55-65.
- Hicks, G. (2004). Turning the Tide: Is aquatic bioinvasers research heading in the right direction? *Aquatic Invaders* 15: 9–20.
- Hill, W., & Knight, A. (1981). Food preference of the asiatic clam (*Corbicula fluminea*) in the Sacramento San Joaquin Delta. In *Estuaries* (Vol. 4, No. 3, pp. 245-245). PO BOX 368, Lawrence, KS 66044: Estuarine Research Federation.
- Hinch, S. G., & Bailey, R. C. (1988). Within-and among-lake variation in shell morphology of the freshwater clam *Elliptio complanata* (Bivalvia: Unionidae) from south-central Ontario lakes. *Hydrobiologia*, 157(1), 27-32.
- Hincks, S. S., & Mackie, G. L. (1997). Effects of pH, calcium, alkalinity, hardness, and chlorophyll on the survival, growth, and reproductive success of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Ontario lakes. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 54(9), 2049-2057.
- Hinden, H., Oertli, B., Menetrey Perrottet, N., Sager, L., & Lachavanne, J. B. (2005). Alpine pond biodiversity: what are the related environmental variables? *Aquatic Conservation*, 15(6), 613-624.
- Hoinig, J. M., & Hanumara, R. C. (1982). A statistical study of a seasonal growth model for fishes. In *Technical Report of the Department of Computer Science and Statistics* (p. 91). University of Rhode Island Kingston, RI.
- Holdren, G.C., & Armstrong, D.E. (1980). Factors affecting phosphorus release from intact lake sediment cores. *Environmental Science & Technology*, 14(1), 79-87.
- Hornbach, D. J. (1992). Life history traits of a riverine population of the Asian clam *Corbicula fluminea*. *American Midland Naturalist*, 248-257.
- Horvath, T. G., Martin, K. M., & Lamberti, G. A. (1999). Effect of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, on macroinvertebrates in a lake-outlet stream. *The American midland naturalist*, 142(2), 340-347.

- Horvath, T. G., Lamberti, G. A., Lodge, D. M. y Perry, W. L. (1996). Dispersión del mejillón cebra en sistemas lago-corriente: ¿dinámica fuente-sumidero? *Revista de la sociedad bentológica norteamericana*, 15 (4), 564-575.
- Houki, S., Yamada, M., Honda, T., & Komaru, A. (2011). Origin and possible role of males in hermaphroditic androgenetic *Corbicula* clams. *Zoological science*, 28(7), 526-531.
- House, W. A., Howard, J. R., & Skirrow, G. (1984). Kinetics of carbon dioxide transfer across the air/water interface. *Faraday Discussions of the Chemical Society*, 77, 33-46.
- House, W.A., Shelley, N., & Fox, A. M. (1989). Chemical modelling applications to experimental recirculating streams. *Hydrobiologia*, 178(2), 93-112.
- Hsieh, C. D., Yang, W. F., & Wang, W. C. (2006). Simulations of sediment yield and phosphorus yield from a watershed in Taiwan, China. *International Journal of Sediment Research*, 21(4), 261-271.
- Huang, Q., Wang, Z., Wang, C., Wang, S., & Jin, X. (2005). Phosphorus release in response to pH variation in the lake sediments with different ratios of iron-bound P to calcium-bound P. *Chemical Speciation & Bioavailability*, 17(2), 55-61.
- Hubenov, Z., Trichkova, T., Kenderov, L., & Kozuharov, D. (2013). Distribution of *Corbicula fluminea* (Mollusca: Corbiculidae) over an eleven-year period of its invasion in Bulgaria. *Acta zoologica bulgarica*, 65(3), 315-326.
- Huber-Pestalozzi, G. (1955). Euglenophyceen. En Thienemann, A. (Ed.): *Das Phytoplankton des Süsswassers, Systematik u. Biologie, Teil 4*, Stuttgart, 606 pp.
- Hui, C., Richardson, D. M., Landi, P., Minoarivelo, H. O., Garnas, J., & Roy, H. E. (2016). Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions*, 18(4), 971-983.
- Hünicken, L. A. (2018). Dinámica poblacional de la almeja asiática, *Corbicula fluminea* (Müller 1774), en el Valle Inferior del Río Negro (Tesis de grado, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales).
- Hünicken, L. A., Abrameto, M., & Bonel, N. (2019). *Corbicula* at its southernmost invasion front in Patagonia: unusual low density and asymmetric trait responses to varying environmental conditions. *Journal of Molluscan Studies*, 85(1), 143-153.
- Ikematsu, W. & Yamane, S. (1977). Ecological studies of *Corbicula leana* Prime-III On spawning throughout the year and self-fertilization in the gonad. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 43, 1139-1146.
- Ilarri, M., & Sousa, R. (2012). *Corbicula fluminea* Müller (Asian clam). A handbook of global freshwater invasive species. *Earthscan*, London, 173-183.
- Ishibashi, R., Ookubo, K., Aoki, M., Utaki, M., Komaru, A., & Kawamura, K. (2003). Androgenetic reproduction in a freshwater diploid clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). *Zoological science*, 20(6), 727-732.
- Ituarte, C.F. (1981). Primera noticia acerca de la introducción de pelecípodos asiáticos en el área rioplatense (Mollusca, Corbiculidae). *Neotropica* 27 (77): 79-83.
- Ituarte, C.F. (1985). Growth dynamics in a natural population of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Sphaeriacea) at Punta Atalaya, Río de la Plata, Argentina. *Stud. Neotrop. Fauna Envir.* 20: 217-225.
- Ituarte, C.F. & Dreher-Mansur, M.C. (2020). Class Bivalvia pp.378-430. In: Damborenea, C.; D.C Rogers and J.H.Thorp (eds.) 2020. Vol.V. Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. Academic Press. 1017pp
- IUCN (1999). *Especies Invasoras Exóticas*, Cuarta Reunión del Órgano Subsidiario de Asesoramiento Científico Técnico y Tecnológico. Internacional Union for Conservation of Nature. Montreal.
- Janech M.G. & Hunter, R.D. (1995). *Corbicula fluminea* in a Michigan river: implications for low temperature tolerance. *Malacological Review*, 28: 119-124.
- Jeffree, R. A., Markich, S. J., & Brown, P. L. (1993). Comparative accumulation of alkaline-earth metals by two freshwater mussel species from the Nepean River, Australia: consistences and a resolved paradox. *Marine and Freshwater Research*, 44(4), 609-634.
- Jiménez-Mena, B., Hospital, F., & Bataillon, T. (2016). Heterogeneity in effective population size and its implications in conservation genetics and animal breeding. *Conservation Genetics Resources*, 8(1), 35-41.
- Johnson, P.D. & McMahon, R.F. (1998). Effects of temperature and chronic hypoxia on survivorship of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 1564-1572.
- Jones, J. I., Murphy, J. F., Collins, A. L., Sear, D. A., Naden, P. S., & Armitage, P. D. (2012). The impact of fine sediment on macro-invertebrates. *River Research and Applications*, 28(8), 1055-1071.
- Juday, C., & Birge, E. A. (1933). The transparency, the color and the specific conductivity of the lake waters of Northeastern Wisconsin. *Wisconsin Geological & Natural History Survey*
- Jun, Y. C., Kim, N. Y., Kwon, S. J., Han, S. C., Hwang, I. C., Park, J. H., ... & Hwang, S. J. (2011). Effects of land use on benthic macroinvertebrate communities: Comparison of two mountain streams in Korea. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 47, No. S1, pp. S35-S49). EDP Sciences.

- Kamburskaya L., Lauceri, R. & Riccardi, N. (2013). Establishment of a new alien species in Lake Maggiore (Northern Italy): *Anodonta* (Sinanodonta) *woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae). *Aquatic Invasions*, 8:111-116.
- Kamp-Nielsen, L., Mejer, H. & Jorgensen, S. E. (1982). Modelling the influence of bioturbation on the vertical distribution of sedimentary phosphorus in L. Estom. *Hydrobiologia*, 91, 197-206.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Kesterson, T., & Padilla, D. K. (2003). Dominance of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in the benthic community of a reservoir. *Journal of Shellfish Research*, 22(2), 487-494.
- Karatayev, A. Y., Padilla, D. K., Minchin, D., Boltovskoy, D., & Burlakova, L. E. (2007b). Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves. *Biological Invasions*, 9(2), 161-180.
- Karatayev, A.Y., Boltovskoy, D., Padilla, D.K., & Burlakova, L.E. (2007a). The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Journal of Shellfish Research*, 26: 205–213
- Karatayev, A.Y., Burlakova, L. E. y Padilla, D. K. (1997). The Effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) Invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *Journal of Shellfish Research*, 16: 187-203
- Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E., & Padilla, D.K. (2002). Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. In “Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts and management” Ed by E Leppäkoski, S Gollasch, S Olenin, Kluwer, Dordrecht, pp 433–446
- Kasprzak, K. (1986). Role of Unionidae and Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia) in the eutrophic Lake Zbęczy and its outflow. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 71(3), 315-334.
- Kautsky, N. I. L. S., & Wallentinus, I. (1980). Nutrient release from a Baltic *Mytilus*-red algal community and its role in benthic and pelagic productivity. *Ophelia*, 1(Suppl. 1), 17-30.
- Kelly, M. (2012b). The semiotics of slime: visual representation of phytobenthos as an aid to understanding ecological status. *Freshwater Reviews*, 5(2), 105-119.
- Kelly, M.G., Gómez-Rodríguez, C., Kahlert, M., Almeida, S.F.P., Bennett, C., Bottin, M., Delmas, F., Descy, J.-P., Dörflinger, G., Kennedy, B., Marvan, P., Opatrilova, L., Pardo, I., Pfister, P., Rosebery, J., Schneider, S. & Vilbaste, S. (2012a). Establishing expectations for pan-European diatom based ecological status assessments. *Ecological Indicators* 20, 177-186.
- Killeen, I. J., Aldridge, D. C., & Oliver, P. G. (2004). *Freshwater Bivalves of the British Isles*. Occasional Publication, 82.
- King, C.A., Langdon, C.J & Counts III, C.L. (1986). Spawning and early development of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbicularidae) in laboratory culture. *American Malacological Bulletin*, 4(1): 81-88.
- Kirkendale, L., & Clare, J. (2008). The Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) rediscovered on Vancouver Island. *The Victoria Naturalist*, 65(3), 12-16.
- Kisand, A. (2005). Distribution of sediment phosphorus fractions in hypertrophic strongly stratified Lake Verevi. In *Lake Verevi, Estonia—A Highly Stratified Hypertrophic Lake* (pp. 33-39). Springer, Dordrecht.
- Kjeldahl, J. (1883). Heuo molhodo zur besllmmung des slckstoffs en organschan korpern. *Z. Anal. Cham.* 22 366-382.
- Kneitel, J. M. (2014). Inundation timing, more than duration, affects the community structure of California vernal pool mesocosms. *Hydrobiologia*, 732(1), 71-83.
- Knoll, K., Chamberlain, R. B., & Chamberlain, J. A. (2017). Escape burrowing of modern freshwater bivalves as a paradigm for escape behavior in the Devonian bivalve *Archanodon catskillensis*. *Geosciences*, 7(4), 102.
- Knoll, L. B., Sarnelle, O., Hamilton, S. K., Kissman, C. E., Wilson, A. E., Rose, J. B., & Morgan, M. R. (2008). Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) increase cyanobacterial toxin concentrations in low-nutrient lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(3), 448-455.
- Komárek, J. & Fott, B. (1983). Chlorococcales. In Huber-Pestalozzi (Ed.): “Das Phytoplankton des Süßwassers, Systematik u. Biologie”. Teil 7, Stuttgart, 1044 pp.
- Komaru, A., T. Kawagishi & K. Konishi (1998). Cytological evidence of spontaneous androgenesis in the freshwater clam *Corbicula leana* Prime. *Development Genes and Evolution*, 208: 46–50.
- Korniushin, A. V. (2004). A revision of some Asian and African freshwater clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae), with a review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections. *Hydrobiologia*, 529(1-3), 251-270.
- Kraemer L.R., & Galloway M.L. (1986). Larval development of *Corbicula fluminea* (Müller) (Bivalvia, Corbiculacea) - An appraisal of its heterochrony. *American Malacological Bulletin*, 4: 61-79.

- Kraemer, L. R. (1979). *Corbicula* (Bivalvia: Sphaeriacea) vs. indigenous mussels (Bivalvia: Unionacea) in US rivers: A hard case for interspecific competition? *American Zoologist*, 19(4), 1085-1096.
- Kraemer, L. R., Swanson, C., Galloway, M., & Kraemer, R. (1986). Biological basis of behavior in *Corbicula fluminea*, II. Functional morphology of reproduction and development and review of evidence for self-fertilization. *American Malacological Bulletin Special Edn*, (2), 193-201.
- Krammer, K.Y., Lange-Bertalot, H. (1986). Bacillariophyceae: Naviculaceae. En Pascher, A (Ed.): *Die Süßwasserflora von Mitteleuropas*, G. Fischer vol. (2/1), 855 pp.
- Krantzberg, G. (1985). The influence of bioturbation on physical, chemical and biological parameters in aquatic environments: a review. *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological*, 39(2), 99-122.
- Kruk, C., Mazzeo, N., Lacerot, G., & Reynolds, C. S. (2002). Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *Journal of plankton research*, 24(9), 901-912.
- Kryger, J., & Riisgård, H. U. (1988). Filtration rate capacities in 6 species of European freshwater bivalves. *Oecologia*, 77(1), 34-38.
- Kuehr, S., Meisterjahn, B., Schröder, N., Knopf, B., Völker, D., Schwirn, K., & Schlechtriem, C. (2020). Testing the bioaccumulation of manufactured nanomaterials in the freshwater bivalve *Corbicula fluminea* using a new test method. *Environmental Science: Nano*, 7(2), 535-553.
- Kuenzler, E. J. (1961). Phosphorus budget of a mussel population. *Limnology and Oceanography*, 6(4), 400-415.
- Labaut, Y., Betancourt, C. R., Díaz-Asencio, M., & Beutel, M. W. (2018). Influence of dominant environmental processes in the tropical Cuban basin Hanabanilla and reservoir on sediment composition. *Limnetica*, 37(2), 297-309.
- Labaut, Y., Macchi, P. A., Comas, A. A., Betancourt, C. R., & Díaz-Asencio, M. (2020). A 50-year sediment record of algal assemblage changes in Hanabanilla Reservoir, Cuba. *Journal of Paleolimnology*, 63(3), 235-250.
- Labollita, H. A., & Pedrozo, F. L. (1997). Factors controlling the trophic state of reservoirs at the basins of Limay, Neuquen and Negro Rivers (Argentina). In *Proceedings of the 7th International Conference on Lakes Conservation and Management: ILEC-Lacar'97* (pp. 21-3). International Lakes Environment Committee Foundation.
- Lange, K., Townsend, C. R., & Matthaei, C. D. (2016). A trait-based framework for stream algal communities. *Ecology and Evolution*, 6(1), 23-36.
- Langston, W. J., Bebianno, M. J., & Burt, G. R. (1998). Metal handling strategies in molluscs. In *Metal metabolism in aquatic environments* (pp. 219-283). Springer, Boston, MA.
- Lanteri, A. A., & Cigliano, M. M. (Eds.). (2006). *Sistemática Biológica: fundamentos teóricos y ejercitaciones*. UNLP.
- Larrañaga, S., Díez, J. R., Elozegi, A., & Pozo, J. (2003). Leaf retention in streams of the Agüera basin (northern Spain). *Aquatic Sciences*, 65(2), 158-166.
- Larsen, S., Pace, G., & Ormerod, S. J. (2011). Experimental effects of sediment deposition on the structure and function of macroinvertebrate assemblages in temperate streams. *River Research and Applications*, 27(2), 257-267.
- Lauritsen, D. D. (1985). Filter-feeding, food utilization, and nutrient remineralization by *Corbicula fluminea* (Bivalvia) and its contribution to nutrient cycling in a North Carolina river. Ph.D. Thesis, North Carolina State University, Raleigh.
- Lauritsen, D. D. (1986). Filter-feeding in *Corbicula fluminea* and its effect on seston removal. *Journal of the North American Benthological Society*, 5(3), 165-172.
- Law, R. J., Elliott, J. A., & Thackeray, S. J. (2014). Do functional or morphological classifications explain stream phytobenthic community assemblages?. *Diatom Research*, 29(4), 309-324.
- Lee, E. (2008). *Phycology*. Fourth edition. Cambridge University Press, UK, 547 pp.
- Lee, G. F. (1970). Factors affecting the transfer of materials between water and sediments. *Lit. Rev.*, 1. Madison, Eutrophication Information Center, University of Wisconsin
- Lee, T., Siripatrawan, S., Ituarte, C. F., & Foighil, D. O. (2005). Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World. *American Malacological Bulletin*, 20(1/2), 113.
- Leff, L. G., Burch, J. L., & McArthur, J. V. (1990). Spatial distribution, seston removal, and potential competitive interactions of the bivalves *Corbicula fluminea* and *Elliptio complanata*, in a coastal plain stream. *Freshwater Biology*, 24(2), 409.
- Leuven, R. S., van der Velde, G., Baijens, I., Sniijders, J., van der Zwart, C., Lenders, H. R., & bij de Vaate, A. (2009). The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological Invasions*, 11(9), 1989.
- Li, L., Su, L., Cai, H., Rochman, C. M., Li, Q., Kolandhasamy, P., ... & Shi, H. (2019). The uptake of microfibers by freshwater Asian clams (*Corbicula fluminea*) varies based upon physicochemical properties. *Chemosphere*, 221, 107-114.

- Libonatti, M. L., Michat, M. C. & Torres, P. L. M. (2011). Key to the subfamilies, tribes and genera of adult Dytiscidae of Argentina (Coleoptera: Adephaga). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 70(3-4): 317-336.
- Likens, G. E. (Ed.). (2010). *Biogeochemistry of inland waters*. Academic Press.
- Liu, Y., Xie, P., & Wu, X. P. (2009). Grazing on toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa* PCC7820 by *Unio douglasiae* and *Corbicula fluminea*. *Limnology*, 10(1), 1-5.
- Lockwood, J.; Hoopes, M. & Marchetti, M., (2007). *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing. 304pp.
- Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 133-137.
- Logan, M. (2010). *Biostatistical design and analysis using R*. Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9781444319620>
- Logez, M., Roy, R., Tissot, L., & Argillier, C. (2016). Effects of water-level fluctuations on the environmental characteristics and fish-environment relationships in the littoral zone of a reservoir. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 189(1), 37-49.
- Lopes, M. R. M., Ferragut, C., & Mattos Bicudo, C. E. D. (2009). Phytoplankton diversity and strategies in regard to physical disturbances in a shallow, oligotrophic, tropical reservoir in Southeast Brazil. *Limnética*, 28(1), 159-174.
- Lopez, C. B., Cloern, J. E., Schraga, T. S., Little, A. J., Lucas, L. V., Thompson, J. K., & Burau, J. R. (2006). Ecological values of shallow-water habitats: Implications for the restoration of disturbed ecosystems. *Ecosystems*, 9(3), 422-440.
- Lopretto, E.C. y Tell, G. (ed.). (1995). *Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio*. Ediciones Sur, La Plata.
- Ludwig J.A. & J.F. Reynolds (1988). *Statistical ecology*. Wiley, J. (ed). New York. 377 pp.
- Macan, T. T. (1961). Factors that limit the range of freshwater animals. *Biological Reviews*, 36(2), 151-195.
- Macchi, P. A. (2017). *Macroinvertebrados acuáticos como indicadores ecológicos de cambios en el uso del suelo en mallines del sudoeste de la provincia de Río Negro (Disertación Doctoral, Universidad Nacional de La Plata)*.
- Mackie, G. L. (1979). Dispersal mechanisms in sphaeriidae (Mollusca: Bivalvia). *Bulletin of the American Malacological Union*, 45, 17-21.
- Magri, M., Benelli, S., Bondavalli, C., Bartoli, M., Christian, R. R., & Bodini, A. (2018). Benthic N pathways in illuminated and bioturbated sediments studied with network analysis. *Limnology and Oceanography*, 63(S1), S68-S84.
- Maloney, K. O., & Feminella, J. W. (2006). Evaluation of single-and multi-metric benthic macroinvertebrate indicators of catchment disturbance over time at the Fort Benning Military Installation, Georgia, USA. *Ecological Indicators*, 6(3), 469-484.
- Marçal, S. F., & Tasso-Callil, C. (2008). Structure of invertebrates community associated with *Eichhornia crassipes* Mart.(Solms-Laubach) after the introduction of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857)(Bivalvia, Mytilidae) in the Upper Paraguay River, MT, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 20(4), 359-371.
- Margalef, R. (1983). *Limnología (Vol. 1009)*. Barcelona: Omega.
- Marsh, P. C. (1985). Secondary production of introduced Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in a central Arizona canal. *Hydrobiologia*, 124(2), 103-110.
- Martín, P. R. & A. L. Estebenet (2002). Spread of the Asiatic Clam *Corbicula fluminea* in outhern Pampas and Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Freshwater Ecology*, 17, 2: 331-333
- Martín, P.R. & Tiecher. M.J (2009). Hallazgo de la almeja invasora *Corbicula fluminea* en el río Sauce Grande (Provincia de Buenos Aires, Argentina) *BioScriba*. 2 (2) 115-120.
- Martin, S. & Darrigran, G. (1994). *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) en el Balneario Bagliardi, Río de la Plata. Alteración en la composición de la malacofauna litoral. *Tankay*, 1:161-166.
- Martins, D. D. S., Veitenheimer-Mendes, I. L., & Faccioni-Heuser, M. C. (2006). Aspectos morfológicos e de incubação em três espécies de *Corbicula* Mühlfeld, no lago Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil (Bivalvia, Corbiculidae). *Biota Neotropica*, 6(2), 0-0.
- Mason, A. Z., & Jenkins, K. D. (1995). Metal detoxification in aquatic organisms. *Metal speciation and bioavailability in aquatic systems*, 3, 479-578.
- Massoli Jr, E. V., & Tasso-Callil, C. (2016). Influência da variação fluviométrica na densidade, estrutura etária e atividade gametogênica *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Veneroidea) em trecho do rio Cuiabá, Santo Antonio do Leverger, MT. *Espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil*. Brasília: MMA, Série Biodiversidade, 39, 202-217.
- Matisoff, G., Fisher, J. B., & Matis, S. (1985). Effects of benthic macroinvertebrates on the exchange of solutes between sediments and freshwater. *Hydrobiologia*, 122(1), 19-33.

- Matthews, M. A., & McMahon, R. F. (1995). Survival of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian Clams (*Corbicula fluminea*) under extreme hypoxia. TEXAS UNIV AT ARLINGTON DEPT OF BIOLOGY. Technical Report EL-95-3. 28pp.
- Mattice, J. S. (1977). Interactions of *Corbicula* sp. with power plants (No. CONF-771043--3). Oak Ridge National Lab.
- Mattice, J.S. & Dye, L.L. (1976) Thermal tolerance of the adult Asiatic Clam. In: Esch GW, RW McFarlane (eds), Thermal Ecology II, United States Energy Research and Development Association ERDA Symposium Series (CONF-750425). National Technical Information Service, Springfield, Virginia, pp 130–35
- Mayer, C. M., Keats, R. A., Rudstam, L. G., & Mills, E. L. (2002). Scale-dependent effects of zebra mussels on benthic invertebrates in a large eutrophic lake. *Journal of the North American benthological society*, 21(4), 616-633.
- Mazzarino, M. J., Laos, F., Satti, P., & Moyano, S. (1998). Agronomic and environmental aspects of utilization of organic residues in soils of the Andean-Patagonian region. *Soil Science and Plant Nutrition*, 44(1), 105-113.
- McCall, P. L. & Fisher, J. B. (1980). Effects of tubificid oligochaetes on physical and chemical properties of Lake Erie sediments. In *Aquatic oligochaete biology*, ed. by R. O. Brinkhurst and D. G. Cook, 253-317. New York, Plenum.
- McMahon, R. F. (1982). The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in north America: 1924-1982.
- McMahon, R.F. (1983a). Ecology of an invasive pest bivalve, *Corbicula*. In: Russel-Hunter WD (ed), *The Mollusca*. Vol. 6. Ecology, Academic Press, Inc., pp 505–561.
- McMahon, R.F. (1983b). Physiological Ecology of Freshwater Pulmonates. In: Russell-Hunter W.D. (ed). *The Mollusca*, Vol. 6, Ecology, Ed. Academic Press, Inc., Orlando, Florida, pp. 359-430.
- McMahon, R. (1991). Mollusca: Bivalvia. Pp. 315-373 in J Thorp, A Covich, eds. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. San Diego, CA: Academic Press, Inc.
- McMahon, R.F. (1999). Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea* in Nonindigenous Freshwater Organisms: Vectors, Biology, and Impacts. *Claudi R and Leach J (eds) Lewis Publishers, Boca Raton* pp 315-343.
- McMahon, R.F. (2000). Invasive Characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*, en *Claudi, R y J. Leach (eds.) Nonindigenous freshwater organisms: vector, biology and impacts*. Lewis Publishers, Boca Ratón (EE. UU. de A), pp.315-343.
- McMahon, R. F. (2002). Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(7), 1235-1244.
- McMahon, R.F, & Williams C.J. (1986). Growth, life cycle, upper thermal limit and downstream colonization rates in a natural population of the freshwater bivalve mollusc, *Corbicula fluminea*. In: Prezant RS, editor. *Proceedings of the Second International Corbicula Symposium*. *American Malacological Bulletin*, special edition.; 2: 231-239.
- McMahon, R.F. & Bogan, A.E. (2001). Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Pages 331-429 in *Mollusca: Bivalvia* (2nd edition). Thorp J.H. & Covich A.P. (eds). Academic Press, San Diego.
- McParland, C. E., & Paszkowski, C. A. (2006). Effects of small-bodied fish on invertebrate prey and foraging patterns of waterbirds in Aspen Parkland wetlands. In *Limnology and Aquatic Birds* (pp. 43-55). Springer, Dordrecht.
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W. (1996). Trophic relations of macroinvertebrates. *Methods in Stream Ecology*. Academic Press, San Diego, 453-474.
- Meyers, P. A. (1994). Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter,” *Chemical Geology*, 114, pp. 289–302.
- Meyers, P. A., & Lallier-Vergès, E. (1999). Lacustrine sedimentary organic matter records of Late Quaternary paleoclimates. *Journal of Paleolimnology*, 21(3), 345-372.
- Meyers, P. A., & Teranes, J. L. (2002). Sediment organic matter. In *Tracking environmental change using lake sediments* (pp. 239-269). Springer, Dordrecht.
- Michat, M.C. & Archangelsky, M. (2007). Descriptions of larvae of *Desmopachria babington* (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae): the *D. vicina* Sharp species group. *The Coleopterists Bulletin*, 61(2), 264-276.
- Michat, M. C., Archangelsky, M. & Bachmann, A. O. (2008). Generic keys for the identification of larval Dytiscidae from Argentina (Coleoptera: Adephaga). *Rev. Soc. Entomol. Argent*, 67(3-4), 17-36.
- Minchin, D. (2014). The distribution of the Asian clam *Corbicula fluminea* and its potential to spread in Ireland. *Management of Biological Invasions*, 5(2), 165.
- Minchin, D., & Boelens, R. (2018). Natural dispersal of the introduced Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Cyrenidae) within two temperate lakes. 7(3), 259–268.

- Minckley, W. L. (1982). Trophic interrelations among introduced fishes in the lower Colorado River, southwestern United States. *California Fish and Game*, 68(2), 78-89.
- Miserendino, M. L. (2007). Macroinvertebrate functional organization and water quality in a large arid river from Patagonia (Argentina). In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 43, No. 3, pp. 133-145). EDP Sciences.
- Miyazaki, I. (1936). On the development of bivalves belonging to the genus *Corbicula*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 5, 249-254.
- Modesto, V., Franco, J. N., Sousa, R., Patrício, J., Marques, J. C., & Neto, J. M. (2013). Spatial and temporal dynamics of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in relation to environmental variables in the Mondego Estuary (Portugal). *Journal of Molluscan Studies*, 79(4), 302-309.
- Molina, L. M., Pereyra, P. J., Molina-Carrizo, N. G., & Abrameto M. A. (2015). Here Come the Clam: Southernmost Record Worldwide of the Asian Clam *Corbicula fluminea* (Patagonia, Argentina). *Russian Journal of Biological Invasions*, 6(2): 129–134.
- Morimoto, N., S. Kawakami, J. Ishihara, & M. Kuzuhara (1977). Pollution and phytoplankton at Lake Shinji. *Journal of Water Waste* 19: 407-4 19
- Mörtl, M., & Rothhaupt, K. O. (2003). Effects of adult *Dreissena polymorpha* on settling juveniles and associated macroinvertebrates. *International Review of Hydrobiology: A Journal Covering all Aspects of Limnology and Marine Biology*, 88(6), 561-569.
- Morton, B. (1977). The population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong. *Journal of Zoology*, 181(1), 21-42.
- Morton, B. (1986). *Corbicula* in Asia. An updated synthesis. *American Malacological Bulletin*, Sp. Ed., 2, 113-124.
- Morton, B., & Tong, K. Y. (1985). The salinity tolerance of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from Hong Kong. *Malacological Review*, 18(1-2), 91-95.
- Mouthon, J. (1981). Sur la présence en France et au Portugal de *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) originaire d'Asie. *Basteria*, 45(4/5), 109-116.
- Mulisch M., & Welsch U (eds.) (2010). *Romeis Mikroskopische Technik*. Spektrum Akademischer Verlag. 551pp.
- Müller, O., & Baur, B. (2011). Survival of the invasive clam *Corbicula fluminea* (Müller) in response to winter water temperature. *Malacologia*, 53(2), 367-371.
- Munro, J. L., & Pauly, D. (1983). A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte*, 1(1), 5-6.
- Muzón, J., & Von Ellenrieder, N. (1997). Description of the last larval instar of *Sympetrum villosum* Ris (Odonata Libellulidae). *Neotropica*, 43, 43-46.
- Muzón, J., Pessacq, P. & Lozano, F. (2014). The Odonata (Insecta) of Patagonia: A synopsis of their current status with illustrated keys for their identification. *Zootaxa*, 3784(4), 346-388.
- National Research Council, (2002). *Predicting invasions of nonindigenous plants and plant pests*. National Academy Press. Washington, D.C. 194pp.
- Neame, P. A. (1977). Phosphorus flux across the sediment water interface. In *Interactions Between Sediments and Fresh Water; Proceedings of an International Symposium*. ed. by H. L. Golterman, 307-12. The Hague, Junk
- Nelson, T. C. (1928). On the distribution of critical temperatures for spawning and for ciliary activity in bivalve molluscs. *Science*, 67(1730), 220-221.
- Newell, R. I., Cornwell, J. C., & Owens, M. S. (2002). Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics: a laboratory study. *Limnology and Oceanography*, 47(5), 1367-1379.
- Nicolet, P., Biggs, J., Fox, G., Hodson, M. J., Reynolds, C., Whitfield, M. y Williams, P. (2004). The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biological Conservation*, 120(2), 261-278.
- Norberg, J., & Tedengren, M. (1995). Attack behaviour and predatory success of *Asterias rubens* L. related to differences in size and morphology of the prey mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 186(2), 207-220.
- Novais, A., Dias, E., & Sousa, R. (2016). Inter-and intraspecific variation of carbon and nitrogen stable isotope ratios in freshwater bivalves. *Hydrobiologia*, 765(1), 149-158.
- OECD (1982). *Eutrophication of waters: Monitoring, assessment and control*. Innovation Policy: Trends and Perspectives. Organisation for Economic Co-operation and Development; Paris, 154 p.
- Oliva A., Fernández, L.A., & Bachmann, A.O. (2002). Sinopsis de los Hydrophiloidea acuáticos de la Argentina (Insecta, Coleoptera). *Monografías de Museo Argentino de Ciencias Naturales* 2: 1-67.
- Oliveira, P., Barboza, L. G. A., Branco, V., Figueiredo, N., Carvalho, C., & Guilhermino, L. (2018). Effects of microplastics and mercury in the freshwater bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774): Filtration rate, biochemical biomarkers and mercury bioconcentration. *Ecotoxicology and environmental safety*, 164, 155-163.

- Orem, W. H., W. C. Burnett, W. M. Landing, W. B. Lyons, & W. Showers (1991) Jellyfish Lake, Palau: Early diagenesis of organic matter in sediments of an anoxic marine lake. *Limnology and Oceanography*, 36, pp. 526–543.
- Orensanz, J., E. Schwindt, G. Pastorino, A. Bortulus, G. Casas, G. Darrigran, R. Elias, J.J. Lopez Gappa, S. Obenet, M. Pascual, P. Penchaszadeh, M.L. Piriz, F. Sacarbino, E. D. Spivak & E. A. Vallarino. (2002). No longer a pristine confine of the World Ocean-A survey of exotic marine species in the Southwestern Atlantic. *Biological Invasions*, 4: 115-143. USA.
- Ortega, E. (2009). The role of dams and hydropower in Argentina. *International Journal on Hydropower & Dams*, 16(3), 60-62.
- Otsuki, A., & Wetzel, R. G. (1974). Calcium and total alkalinity budgets and calcium carbonate precipitation of a small hard-water lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 14-30.
- Padisák, J., Crossetti, L. O., & Naselli-Flores, L. (2009). Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621(1), 1-19.
- Padisák, J., Borics, G., Grigorszky, I., & Soroczki-Pinter, E. (2006). Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. *Hydrobiologia*, 553(1), 1-14.
- Park, G., & Chung E.Y. (2004). Histological studies on hermaphroditism, gametogenesis and cyclic changes in the structures of marsupial gills of the introduced Asiatic clam, *Corbicula fluminea* and the Korean clam, *Corbicula leana*. *Journal of Shellfish Research*; 23: 179-184
- Park, J. K., Lee, J. S., & Kim, W. (2002). A single mitochondrial lineage is shared by morphologically and allozymatically distinct freshwater *Corbicula* clones. *Molecules and cells*, 14(2), 318-322.
- Paschoal, L.R.P.; Andrade, D.P. & Darrigran, G. (2013). Size comparison of quadrats in sample of non-native bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 8(4):369-374.
- Paschoal, L. R. P., Andrade, D. D. P., & Darrigran, G. (2015). How the fluctuations of water levels affect populations of invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in a Neotropical reservoir? *Brazilian Journal of Biology*, 75(1), 135-143.
- Passy, S. I. (2007). Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic botany*, 86(2), 171-178.
- Patrick, C. H., Waters, M. N., & Golladay, S. W. (2017). The distribution and ecological role of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in a large and shallow reservoir. *BioInvasions Record*, 6(1).
- Pauly, D., & Gaschutz, G. (1979). A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. *ICES CM*, 6, 24.
- Pauly, D., & Munro, J. L. (1984). Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte*, 2(1), 1-21.
- Pauly, D., & Caddy, J. F. (1985). A modification of Bhattacharya's method for the analysis of mixtures of normal distributions (No. 781). Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- Pedrozo, F., Chillrud, S., Temporetti, P., & Diaz, M. (1993). Chemical composition and nutrient limitation in rivers and lakes of northern Patagonian Andes (39.5-42 S; 71 W)(Rep. Argentina). *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 25(1), 207-214.
- Pekkarinen, M. & Valovera, I. (1997). Histochemical and X-ray studies on tissue concretions and shell of *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus). *J. Shellfish Res.*, 16, 169-177.
- Penchaszadeh, P., Darrigran, G. Angulo, C. Averbuj, A. Brignoccoli, N. Brögger, M. Dogliotti, A. & Pérez, N. (2000). Predation on the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the Río de la Plata, Argentina. *Journal Shellfish Research*, 19(1):229-231.
- Penchaszadeh, P. E., Boltovskoy, D., Borges, M., Cataldo, D., Damborenea, C., Darrigran, G., ... & Sylvester, F. (2005). Invasores. Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina adyacente. Buenos Aires: Eudeba, 377.
- Pereira, D., Arruda, J. A., Bergonci, P. E. A., Oliveira, A. S., Postiglione, R., & Mansur, M. C. D. (2012). Como monitorar moluscos límnicos invasores bentônicos e macroinvertebrados associados. Moluscos límnicos invasores no Brasil. *Biologia, prevenção, controle*. Redes Editora, Porto Alegre, 155-184.
- Pérez, C. H. F. (2017). First record of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the Limay river basin, Neuquén, Argentina. *Historia Natural*, 7 (2):119-124.
- Perrins, J., Fitter, A., & Williamson, M. (1993). Population biology and rates of invasion of three introduced *Impatiens* species in the British Isles. *Journal of Biogeography*, 33-44.
- Petersen, J. K., Holmer, M., Termansen, M., & Hasler, B. (2019). Nutrient extraction through bivalves. In *Goods and Services of Marine Bivalves* (pp. 179-208). Springer, Cham.
- Petr, T. (1977). Bioturbation and exchange of chemicals in the mud-water interface. In *Interaction between sediment and fresh water*, ed. by H. L. Golterman, 216-26. The Hague, Junk.

- Pfenninger, M., Reinhardt, F., & Streit, B. (2002). Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroidea, Bivalvia). *Journal of Evolutionary Biology*, 15(5), 818-829.
- Phelps H.L. (1994). The Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) invasion and system-level ecological change in the Potomac River Estuary near Washington, D.C. *Estuaries*, 17, 614-621.
- Phillips, G., Willby, N., & Moss, B. (2016). Submerged macrophyte decline in shallow lakes: what have we learnt in the last forty years?. *Aquatic Botany*, 135, 37-45.
- Pielou EC (1977). *Mathematical ecology* (No. 574.50151). Wiley and Sons, New York, 385 pp.
- Pigneur, L. M., Etoundi, E., Aldridge, D. C., Marescaux, J., Yasuda, N., & Van Doninck, K. (2014). Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androgenetic *Corbicula* clams. *Molecular ecology*, 23(20), 5102-5116.
- Pigneur, L. M., Falisse, E., Roland, K., Everbecq, E., Delière, J. F., Smitz, J. S., ... & Descy, J. P. (2014). Impact of invasive Asian clams, *Corbicula* spp., on a large river ecosystem. *Freshwater Biology*, 59(3), 573-583.
- Pimm, S. L. (1989). Theories of predicting success and impact of introduced species. *Biological invasions: a global perspective*, 351-367.
- Platnick, N. I. (1976). Drifting spiders or continents? Vicariance biogeography of the spider subfamily Laroniinae (Araneae: Gnaphosidae). *Systematic Zoology*, 25(2), 101-109.
- Poleze, M., & Tasso-Callil, C. (2015). Bivalvia, Cyrenidae, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774): new record, density, and population structure in the Teles Pires River, northern Mato Grosso, Brazil. *Check List*, 11(4), 1720.
- Post, W. M., J. Pastor, P. J. Zinke, & A. G. Stangenberger (1985). Global patterns of soil nitrogen storage," *Nature*, 317, pp. 613-616.
- Prahl, F. G. J. T. Bennett, & R. Carpenter (1980) The early diagenesis of aliphatic hydrocarbons and organic matter in sedimentary particulates from Dabob Bay, Washington," *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 44, pp. 1967-1976.
- Prezant, R. S., & Chalermwat, K. (1984). Flotation of the bivalve *Corbicula fluminea* as a means of dispersal. *Science*, 225(4669), 1491-1493.
- Prosch, R. M., & McLachlan, A. (1984). The regeneration of surf-zone nutrients by the sand mussel, *Donax serra* Röding. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 80(3), 221-233.
- Puig, A. (1992). Estructura espacial y temporal de la taxocenosis de entomostracos (Crustacea) limnéticos en el embalse E. Ramos Mexía (provincias de Neuquén y Río Negro, Argentina). Tesis de doctorado no. 2520, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 180.
- Pynnönen, K., Holwerda, D. A., & Zandee, D. I. (1987). Occurrence of calcium concretions in various tissues of freshwater mussels, and their capacity for cadmium sequestration. *Aquatic Toxicology*, 10(2-3), 101-114.
- Pysek, P., Prach, K., & Smilauer, P. (1995). Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. *Plant invasions: general aspects and special problems*, 39-60.
- Quirós, R., & Drago, E. (1999). The environmental state of Argentinean lakes: an overview. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 4(1-2), 55-64.
- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raikow, D. F., Sarnelle, O., Wilson, A. E., & Hamilton, S. K. (2004). Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with exotic zebra mussels. *Limnology and Oceanography*, 49(2), 482-487.
- Rajagopal, S., Velde, G., & Vaate, A. (2000). Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the river Rhine. *Archiv für Hydrobiologie*, 149(3), 403-420.
- Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*, 62, 155-167.
- Reglamento de Pesca Deportiva Continental Patagónico (2019). <http://reglamentodepesca.org.ar/Reglamento-2019-20.pdf>. Último acceso, 11 de noviembre de 2020.
- Reichard, S. H., & Hamilton, C. W. (1997). Predicting invasions of woody plants introduced into North America: Predicción de Invasiones de Plantas Leñosas Introducidas a Norteamérica. *Conservation Biology*, 11(1), 193-203.
- Reid, R. B., McMahon, R. F., Foighil, D. Ó., & Finnigan, R. (1992). Anterior inhalant currents and pedal feeding in bivalves. *The Veliger*, 35(2), 93-104.
- Renard, E., Bachmann, V., Cariou, M. L., & Moreteau, J. C. (2000). Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidea) suggest the presence of three taxa in French rivers. *Molecular Ecology*, 9(12), 2009-2016.

- Reshaid, Y.; L. Cao; F. Brea; M. Ortiz Blanche; S. Torres & G. Darrigran (2017) Variation in distribution of *Corbicula* species (Mollusca, Bivalvia, Corbiculide) after 25 years in the Río de la Plata, Argentina. *ZOOLOGIA* 34: 1-6. e22181 ISSN 1984-4689 (online)
- Reyna, P., Nori, J., Ballesteros, M. L., Hued, A. C., & Tatian, M. (2018). Targeting clams: insights into the invasive potential and current and future distribution of Asian clams. *Environmental Conservation*: 1-9. doi:10.1017/S0376892918000139
- Reynolds, C.S. (1984). *The ecology of fresh water phytoplankton*. Cambridge University Press. Nueva York.
- Reynolds, C. (2006). *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds, C. S., Huszar, V. L., Kruk, C., Naselli-Flores, L. and Melo, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24, 417–28.
- Rhoads, D. C., & Pannella, G. (1970). The use of molluscan shell growth patterns in ecology and paleoecology. *Lethaia*, 3(2), 143-161.
- Ricciardi, A., Horiskey, F.G. W & Asmussen, J.B.R. (1997). The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54:1-13
- Ricciardi, A., Hoopes, M. F., Marchetti, M. P., & Lockwood, J. L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological monographs*, 83(3), 263-282.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107.
- Richardson, D.M. & P. Pysek (2008). Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity Distrib.*: 14, 161–168
- Robinson, J.V., & Welborn, G.A. (1988). Ecological resistance to the invasion of a freshwater clam, *Corbicula fluminea*: fish predation effects. *Oecologia* 77:445–452
- Rodgers, J., Cherry, D. S., Dickson, K. L., & Cairns, J. (1977). Invasion, population dynamics and elemental accumulation of *Corbicula fluminea* in the New River at Glen Lyn, Virginia. In *Proceedings, First International Corbicula Symposium Texas Christian University, Fort Worth October 13-15, 1977*. p 99-110(1977). 4 Fig, 2 Tab, 27 Ref. OWRT B-101-VA (2).
- Rodhe, W. (1949). The ionic composition of lake waters. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 10: 377-385.
- Roditi, H. A., Strayer, D. L., & Findlay, S. E. (1997). Characteristics of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) biodeposits in a tidal freshwater estuary. *Archiv für Hydrobiologie*, 140(2), 207-219.
- Rodríguez dos Santos, T. R., & Ferragut, C. (2013). The successional phases of a periphytic algal community in a shallow tropical reservoir during the dry and rainy seasons. *Limnetica*, 32(2), 337-352.
- Rodríguez-Capítulo, A. (1992). Los Odonata de la República Argentina (Insecta). *Fauna de agua dulce de la República Argentina* 34(1): 1-91.
- Rosa, I. C., Pereira, J. L., Gomes, J., Saraiva, P. M., Gonçalves, F., & Costa, R. (2011). The Asian clam *Corbicula fluminea* in the European freshwater-dependent industry: a latent threat or a friendly enemy? *Ecological Economics*, 70(10), 1805-1813.
- Ruggiero, M. A., Gordon, D. P., Orrell, T. M., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R. C., Cavalier-Smith, T., Guiry M.D. & Kirk, P. M. (2015). A higher level classification of all living organisms. *PloS one*, 10(4), e0119248.
- Ruginis, T., Bartoli, M., Petkuvienė, J., Zilius, M., Lubiene, I., Laini, A., & Razinkovas-Baziukas, A. (2014). Benthic respiration and stoichiometry of regenerated nutrients in lake sediments with *Dreissena polymorpha*. *Aquatic sciences*, 76(3), 405-417.
- Ruhí, A., Fairchild, G. W., Spieles, D. J., Becerra-Jurado, G., & Moreno-Mateos, D. (2016). Invertebrates in created and restored wetlands. In *Invertebrates in Freshwater Wetlands* (pp. 525-564). Springer, Cham.
- Rumi, A., Gutiérrez Gregoric, D. E., Núñez, V., & Darrigran, G. A. (2008). Malacología Latinoamericana: Moluscos de agua dulce de Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 56(1), 77-111.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459), 1770-1774.
- Salmaso, N., & Padisák, J. (2007). Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 578(1), 97-112.
- Sant'Anna, C.L., Tucci, A., Azevedo, M.T.P., Melcher, S.S., Werner, V.R., Malone, C.F.S.; Rossini, E.F, Jacinavicius, F.R., Hentschke, G.S., Osti, J.A.S., Santos, K.R.S., Gama-Júnior, W.A., Rosal, C., & Adame, G. (2012). Atlas de cianobactérias e microalgas de águas continentais brasileiras. Publicação eletrônica, Instituto de Botânica, Núcleo de Pesquisa em Ficologia. www.ibot.sp.gov.br

- Santos, S. B., Thiengo, S. C., Fernandez, M. A., Miyahira, I. C., Gonçalves, I. B., Ximenes, R. D. F., & Pereira, D. (2012). Espécies de moluscos límnicos invasores no Brasil. Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção e controle. Redes Editora, Porto Alegre, 25-50.
- Sarandón, R., N. A. Gabellone & M. A. Casco (1997). Evaluación del Impacto Ecológico de diferentes Normas de manejo del agua de una Central Hidroeléctrica, Actas de la VII Conferencia Internacional sobre Conservación y Gestión de Lagos, Lacar 97, p. 4.
- Sarandón, R., N. A. Gabellone, M. Gaviño, M. A. Casco & S. Bassani (2000). Monitoreo ambiental en la operación de una Central Hidroeléctrica: estrategia, síntesis y conclusiones”, Actas del IV Seminario Internacional Ingeniería y Ambiente “Instrumentos de Gestión Ambiental”, Documento del Departamento de Hidráulica N°1, Serie Gestión Ambiental, pp. 127-136.
- Sarnelle, O. (1993). Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. Ecological Monographs, 63(2), 129-149.
- Sarnelle, O., Wilson, A. E., Hamilton, S. K., Knoll, L. B., & Raikow, D. F. (2005). Complex interactions between the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, and the harmful phytoplankter, *Microcystis aeruginosa*. Limnology and Oceanography, 50(3), 896-904.
- Semenas, L., & Flores, V. (2005). Presence of *Corbicula fluminea* in the upper Negro River basin (Patagonia, Argentina).
- Shannon, C.E., & Weaver W. (1963). The mathematical theory of communication. Urban University Illinois Press. 125 pp
- Sickel, J. B. (1986). *Corbicula* population mortalities: factors influencing population control. American Malacological Bulletin. 1986.
- Silveira, T. C. L., Gama, A. M. S., Alves, T. P., & Fontoura, N. F. (2016). Modeling habitat suitability of the invasive clam *Corbicula fluminea* in a Neotropical shallow lagoon, southern Brazil. Brazilian Journal of Biology, 76(3), 718-725.
- Silver, C.A., Vamosi, S.M. y Bayley, S.E. (2012). Temporary and permanent wetland macroinvertebrate communities: Phylogenetic structure through time. Acta oecologica, 39, 1-10.
- Silverman, H. (1988). Form and function of calcium concretions in unionids. In Origin, Evolution, and Modern Aspects of Biomineralization in Plants and Animals (pp. 367-384). Springer, Boston, MA.
- Sim, L. L., Davis, J. A., Strehlow, K., McGuire, M., Trayler, K. M., Wild, S. y O'Connor, J. (2013). The influence of changing hydroregime on the invertebrate communities of temporary seasonal wetlands. Freshwater Science, 32(1), 327-342.
- Simard, M. A., Paquet, A., Jutras, C., Robitaille, Y., Blier, P. U., Courtois, R., & Martel, A. L. (2012). North American range extension of the invasive Asian Clam in a St. Lawrence River power station thermal plume. Aquatic Invasions, 7(2).
- Simberloff, D., & Rejmánek, M. (Eds.). (2011). Encyclopedia of biological invasions (No. 3). Univ of California Press.
- Simon, O., Floriani, M., Cavalie, I., Camilleri, V., Adam, C., Gilbin, R., & Garnier-Laplace, J. (2011). Internal distribution of uranium and associated genotoxic damages in the chronically exposed bivalve *Corbicula fluminea*. Journal of environmental radioactivity, 102(8), 766-773.
- Sinclair, R. M., & Isom, B. G. (1963). Further studies on the introduced Asiatic clam (*Corbicula*) in Tennessee. Tennessee Stream Pollution Control Board.
- Siripattawan, S., Park, J. K., & Foighil, D. Ó. (2000). Two lineages of the introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America. Journal of Molluscan Studies, 66(3), 423-429.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. (1995). Biometry. 3rd edition. W.H. Freeman and Company: New York. 859 pp.
- Somers, I. F. (1988). On a seasonally oscillating growth function. Fishbyte, 6(1), 8-11.
- Soricetti, M., Morawicki, S., Rivas, F. J. G., Guidi, C., Quezada, F., Almirón, A. E., & Solimano, P. J. (2020). Ichthyofauna of the lower course of the Negro river drainage, Patagonia Argentina. Check List, 16, 895.
- Sousa, R., Guilhermino, L., & Antunes, C. (2005). Molluscan fauna in the freshwater tidal area of the River Minho estuary, NW of Iberian Peninsula. In Annales de Limnologie-International Journal of Limnology (Vol. 41, No. 2, pp. 141-147). EDP Sciences.
- Sousa, R., Dias, S., & Antunes, J. C. (2006). Spatial subtidal macrobenthic distribution in relation to abiotic conditions in the Lima estuary, NW of Portugal. Hydrobiologia, 559(1), 135-148.
- Sousa, R., Antunes C., & Guilhermino L. (2007a) Species composition and monthly variation of the Mollusca fauna in the freshwater subtidal area of the River Minho estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science 75:75-100.
- Sousa, R., Antunes, C., & Guilhermino, L. (2008c). Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. In Annales de Limnologie-International Journal of Limnology (Vol. 44, No. 2, pp. 85-94). EDP Sciences.
- Sousa R, Novais A, Costa R, Strayer D (2014). Invasive bivalves in fresh waters: impacts from individuals to ecosystem and possible control strategies. Hydrobiologia 735: 233–251.

- Sousa R, Nogueira A, Gasper M, Antunes C, Guilhermino L (2008a). Growth and extremely high production of the non-indigenous invasive species *Corbicula fluminea* (Muller, 1774): possible implications for ecosystem functioning. *Estuarine, Coastal, and Shelf Science* 80: 289–295, <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.08.006>
- Sousa R., Rufino M., Gaspar M., Antunes C. & Guilhermino L. (2008b). Abiotic impacts on spatial and temporal distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Minho Estuary, Portugal.
- Sousa, R., Freire, R., Rufino, M., Méndez, J., Gaspar, M., Antunes, C., & Guilhermino, L. (2007b). Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in two Portuguese estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(1-2), 166-174.
- Sousa, R., Varandas, S., Cortes, R., Teixeira, A., Lopes-Lima, M., Machado, J., & Guilhermino, L. (2012). Massive die-offs of freshwater bivalves as resource pulses. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 48, No. 1, pp. 105-112). EDP Sciences.
- Sousa, R., Amorim, Â., Sobral, C., Froufe, E., Varandas, S., Teixeira, A., & Lopes-Lima, M. (2013). Ecological status of a *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) population at the southern edge of its distribution (River Paiva, Portugal). *Environmental management*, 52(5), 1230-1238.
- Souza, R., Gutiérrez J.L., & Aldridge D.C. (2009). Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biological Invasions* 11: 2367–2385.
- Sparre, P. & Venema, S. C (1998). Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fish. Tech. Paper., 306, 1-407.
- Speck, N. H. (1982). Vegetación y pasturas de la zona Ingeniero Jacobacci-Maquinchao. *Sistema*, 157-208.
- Spencer, C. N., McClelland, B. R., & Stanford, J. A. (1991). Shrimp stocking, salmon collapse, and eagle displacement. *BioScience*, 41(1), 14-21.
- Stanley, S. M. (1969). Bivalve mollusk burrowing aided by discordant shell ornamentation. *Science* 166, 634-635
- Stanley, S.M. (1983). Adaptive morphology of the shell in bivalves and gastropods. In: Trueman, E.R., Clarke, M.R. (Eds.), *The Mollusca*, vol. II. Academic Press, New York, pp. 105e141.
- Stevenson, R. J., & Bahls, L. L. (1999). Periphyton protocols. Rapid bioassessment protocols for use in wadeable streams and rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates, and fish. EPA.
- Stewart, T. W., Miner, J. G., & Lowe, R. L. (1998). Quantifying mechanisms for zebra mussel effects on benthic macroinvertebrates: organic matter production and shell-generated habitat. *Journal of the North American Benthological Society*, 17(1), 81-94.
- Stirling, H. P., & Okumus, İ. (1994). Growth, mortality and shell morphology of cultivated mussel (*Mytilus edulis*) stocks cross-planted between two Scottish sea lochs. *Marine Biology*, 119(1), 115-123.
- Strayer, D. L., Caraco, N. F., Cole, J. J., Findlay, S., & Pace, M. L. (1999). Transformation of freshwater ecosystems by bivalves: a case study of zebra mussels in the Hudson River. *BioScience*, 49(1), 19-27.
- Tapolczai, K., Bouchez, A., Stenger-Kovács, C., Padišák, J., & Rimet, F. (2016). Trait-based ecological classifications for benthic algae: review and perspectives. *Hydrobiologia*, 776(1), 1-17.
- Taylor R.W. & Hughart R.C. (1981). The freshwater naiads of Elk River, West Virginia with a comparison of earlier collections. *Nautilus*, 95, 21:25.
- Taylor, C. C. (1958). Cod growth and temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 23(3), 366-370.
- Temporetti P. (1998). Dynamics of phosphorus in water bodies with intensive salmon breeding. Doctoral Thesis, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Argentina, p. 171 (in Spanish)
- Temporetti P., Diaz M., & Pedrozo F. (1991). Environmental impact of fish farming in Lake Moreno. A study based on sediment (chemical composition and nutrient source for algae). *Proceedings II International Congress on Natural Resources Management, Valdivia, Chile. Vol. 2, pp. 216–228* (in Spanish).
- Temporetti, P. F., Alonso, M. F., Baffico, G., Diaz, M. M., Lopez, W., Pedrozo, F. L., & Vigliano, P. H. (2001). Trophic state, fish community and intensive production of salmonids in Alicura Reservoir (Patagonia, Argentina). *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 6(4), 259-267.
- Ter Braak, C. J. (1992). Multidimensional scaling and regression. *Statistica Applicata: Italian Journal of Applied Statistics*, 4, 577-586.
- Ter Braak, C.J.F., & Smilauer, P. (2002). CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA), 500 pp.
- Thomas, N. A., & MacKenthun, K. (1964). Asiatic clam infestation at Charleston, West Virginia. *Nautilus* 78 (1), 28.
- Thomaz, S. M., Kovalenko, K. E., Havel, J. E., & Kats, L. B. (2015). Aquatic invasive species: general trends in the literature and introduction to the special issue. *Hydrobiologia*, 746(1), 1-12.
- Thompson, C. M., & Sparks, R. E. (1977). Improbability of dispersal of adult Asiatic clams, *Corbicula manilensis*, via the intestinal tract of migratory waterfowl. *American Midland Naturalist*, 219-223.

- Tilman, D., Kilham, S. S., & Kilham, P. (1982). Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Annual review of Ecology and Systematics*, 13(1), 349-372.
- Torre, L. & Reyna, P. (2013) *Bivalvia, Veneroidea, Corbiculidae, Corbicula largillierti* (Philippi, 1844): New distribution record in the Del Valle Central basin, Catamarca Province, Argentina. *Check List* 9(1): 165–166.
- Trueman, E. R., Brand, A. R., & Davis, P. (1966). The effect of substrata and shell shape on the burrowing of some common bivalves. *Malacol. Soc. London Proc.* 37, 97-109.
- Uhde, V., Massoli, E., & Tasso-Callil, C. (2012). Efeito do macrofouling sobre a comunidade de invertebrados aquáticos. Mcd Mansur, CP Santos, D. Pereira, ICP Paz, MLL Zurita, MTR Rodriguez, MV Nehrke and PEA Bergonci, orgs. *Guia prático: moluscos límnicos invasores do Brasil: biologia, prevenção e controle*. Porto Alegre: Redes Editora, 235-241.
- Ulén, B. (1978). Seston and sediment in Lake Norrviken. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 40(2), 262-286.
- Vakily, J. M. (1992). Determination and comparison of bivalve growth, with emphasis on Thailand and other tropical areas (Vol. 801). *WorldFish. ICLARM Tech. Rep.* 36, 125p.
- Van Der Borgh, O., & Van Puymbroeck, S. (1966). Calcium metabolism in a freshwater mollusc: quantitative importance of water and food as supply for calcium during growth. *Nature*, 210(5038), 791-793.
- Van Doninck, K., Schön, I., De Bruyn, L., & Martens, K. (2002). A general purpose genotype in an ancient asexual. *Oecologia*, 132(2), 205-212.
- Vanni, M. J. (2002). Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 341-370.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 37(1), 130-137.
- Vaughn, C. C., & Hakenkamp, C. C. (2001). The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 46(11), 1431-1446.
- Vaughn, C. C., & Spooner, D. E. (2006). Scale-dependent associations between native freshwater mussels and invasive *Corbicula*. *Hydrobiologia*, 568(1), 331-339.
- Vaughn, C. C., & Hoellein, T. J. (2018). Bivalve impacts in freshwater and marine ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 183-208.
- Vaughn, C. C., Nichols, S. J., & Spooner, D. E. (2008). Community and foodweb ecology of freshwater mussels. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 409-423.
- Vesk, P. A., & Byrne, M. (1999). Metal levels in tissue granules of the freshwater bivalve *Hyridella depressa* (Unionida) for biomonitoring: the importance of cryopreparation. *Science of the total environment*, 225(3), 219-229.
- Viergutz, C., Linn, C., & Weitere, M. (2012). Intra-and interannual variability surpasses direct temperature effects on the clearance rates of the invasive clam *Corbicula fluminea*. *Marine Biology*, 159(11), 2379-2387.
- Voelz NJ, McArthur JV, & Rader RB (1998). Upstream mobility of the Asiatic clam *Corbicula fluminea*: identifying potential dispersal agents. *Journal of Freshwater Ecology* 13: 39–4.
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human biology*, 10(2), 181-213.
- von Bertalanffy, L. (1957). Quantitative laws in metabolism and growth. *The quarterly review of biology*, 32(3), 217-231.
- Vuorio K, Lepistö L, Holopainen AL (2007). Intercalibrations of freshwater phytoplankton analyses. *Boreal Environ Res* 12:561–569.
- Walther, G. R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., ... & Czucz, B. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in ecology & evolution*, 24(12), 686-693.
- Ward, J. M., & Ricciardi, A. (2007). Impacts of *Dreissena* invasions on benthic macroinvertebrate communities: a meta-analysis. *Diversity and distributions*, 13(2), 155-165.
- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S., & Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological reviews*, 81(2), 259-291.
- Way, C. M., Hornbach, D. J., Miller-Way, C. A., Payne, B. S., & Miller, A. C. (1990). Dynamics of filter feeding in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). *Canadian Journal of Zoology*, 68(1), 115-120.
- Weitere, M., Vohmann, A., Schulz, N., Linn, C., Dietrich, D., & Arndt, H. (2009). Linking environmental warming to the fitness of the invasive clam *Corbicula fluminea*. *Global Change Biology*, 15(12), 2838-2851.
- Welker, M., & Walz, N. (1998). Can mussels control the plankton in rivers? a planktological approach applying a Lagrangian sampling strategy. *Limnology and Oceanography*, 43(5), 753-762.

- Wentworth, C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The journal of geology*, 30(5), 377-392.
- Werner, S. (2008). Effects of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* on the littoral communities of Lake Constance (Doctoral dissertation). Fachbereich Biologie der Universität Konstanz. 131 pp
- Werner, S. (2014). Effects of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* on the littoral communities of Lake Constance Dissertation. February. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0173-0145>
- Werner, S., & Rothhaupt, K. O. (2008). Mass mortality of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* induced by a severe low-water event and associated low water temperatures. In *Ecological Effects of Water-Level Fluctuations in Lakes* (pp. 143-150). Springer, Dordrecht.
- Werner, S., Mörtl, M., Bauer, H. G., & Rothhaupt, K. O. (2005). Strong impact of wintering waterbirds on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations at Lake Constance, Germany. *Freshwater biology*, 50(8), 1412-1426.
- Wetzel, R. G. (1975). *Limnology*. Saunders, Philadelphia, 860 p
- Wetzel, R. G. (1984). Detrital dissolved and particulate organic carbon functions in aquatic ecosystems. *Bulletin of Marine Science*, 35, 503-509
- Wetzel, R.G. (2001). *Limnology Lake and River Ecosystems*. Third Edition, Academic Press, San Diego, 1006 p.
- Widdicombe, S., & Austen, M. C. (2001). The interaction between physical disturbance and organic enrichment: an important element in structuring benthic communities. *Limnology and Oceanography*, 46(7), 1720-1733.
- Wiederholm, T. (1989). Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 3. Adult males. *Entomologica Scandinavica, Supplement* (34).
- Wildish, D. J. (1977). Factors controlling marine and estuarine sublittoral macrofauna. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 30(1-4), 445-454.
- Wildish, D. J., & Kristmanson, D. D. (1984). Importance to mussels of the benthic boundary layer. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(11), 1618-1625.
- Williams, C. J., & McMahon, R. F. (1986). Power station entrainment of *Corbicula fluminea* (Mueller) in relation to population dynamics, reproductive cycle and biotic and abiotic variables. *American Malacological Bulletin*. 1986.
- Williams, J. D., Warren Jr, M. L., Cummings, K. S., Harris, J. L., & Neves, R. J. (1993). Conservation status of freshwater mussels of the United States and Canada. *Fisheries*, 18(9), 6-22.
- Willis, G. L., & Skibinski, D. O. F. (1992). Variation in strength of attachment to the substrate explains differential mortality in hybrid mussel (*Mytilus galloprovincialis* and *M. edulis*) populations. *Marine Biology*, 112(3), 403-408.
- Wittmann, M. E., Chandra, S., Reuter, J. E., Caires, A., Schladow, S. G., & Denton, M. (2012). Harvesting an invasive bivalve in a large natural lake: Species recovery and impacts on native benthic macroinvertebrate community structure in Lake Tahoe, USA. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 22(5), 588-597.
- Wygodzinsky, P. W. & Coscarón, S. (1989). Revision of the black fly genus *Gigantodax* (Diptera, Simuliidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History (USA)*.
- Yamamuro, M., & Koike, I. (1993). Nitrogen metabolism of the filter-feeding bivalve *Corbicula japonica* and its significance in primary production of a brackish lake in Japan. *Limnology and Oceanography*, 38(5), 997-1007.
- Yeager, M. M., Cherry, D. S., & Neves, R. J. (1994). Feeding and burrowing behaviors of juvenile rainbow mussels, *Villosa iris* (Bivalvia: Unionidae). *Journal of the North American Benthological Society*, 13(2), 217-222.
- Yingst, J. Y. & Rhoads, D. C. (1980). The role of bioturbation in the enhancement of bacterial growth rates in marine sediments. In *Marine benthic dynamics*, ed. by K.R. Tenore and B.C. Coull, 407-22. Belle Baruch, University of South Carolina Press.
- Zaiko, A., Daunys, D., & Olenin, S. (2009). Habitat engineering by the invasive zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas) in a boreal coastal lagoon: impact on biodiversity. *Helgoland Marine Research*, 63(1), 85-94.
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis* (5th ed.). Pearson Prentice Hall.
- Zeiringer, B., Seliger, C., Greimel, F., & Schmutz, S. (2018). River hydrology, flow alteration, and environmental flow. In *Riverine Ecosystem Management* (pp. 67-89). Springer, Cham.
- Zhang, Y., Liu, L., Cheng, L., Cai, Y., Yin, H., Gao, J., & Gao, Y. (2014). Macroinvertebrate assemblages in streams and rivers of a highly developed region (Lake Taihu Basin, China). *Aquatic Biology*, 23(1), 15-28.
- Zhao, L., Schöne, B. R., & Mertz-Kraus, R. (2017). Delineating the role of calcium in shell formation and elemental composition of *Corbicula fluminea* (Bivalvia). *Hydrobiologia*, 790(1), 259-272.

Zimmer, K. D., Hanson, M. A. y Wrubleski, D. A. (2016). Invertebrates in Permanent Wetlands (Long-Hydroperiod Marshes and Shallow Lakes). In *Invertebrates in Freshwater Wetlands* (pp. 251-286). Springer International Publishing.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de siglas y abreviaturas utilizadas en este documento

GENERALES		CAPÍTULO 2	
AR	Arroyito (sitio de río/invasión)	LV	longitud máxima antero-posterior
FN	Fortín Nogueiras (sitio de río/no invasión)	AIV	alto, longitud desde el umbo hasta el margen ventral
RM	Embalse Ramos Mexía (sitio de embalse/invasión)	AnV	ancho, distancia máxima perpendicular al plano formado por el LV y el AIV
PL	Embalse Pichi Picún Leufú (sitio de embalse no invasión)	PN	Pantanito: Sitio de humedal/invasión
O	otoño		
I	invierno		
P	primavera		
V	verano		
CAPÍTULO 1		CAPÍTULO 3	
ACP	Análisis de Componentes Principales	GF	grupos funcionales,
ALA	partículas: arcilla + limo + arena	FR	fragmentadores
CE	conductividad eléctrica	RS	raspadores
Cl _a	clorofila a	CF	colectores-filtradores
COs	carbono orgánico en sedimento	RC	recolectores
CVf	coeficiente de variación fluvial	PR	depredadores
MOs	materia orgánica en sedimento	PH	picadores herbívoros.
NT/PT	relación atómica N/P	nMDS	Ajuste Multidimensional no-métrico (Non-metric Multidimensional Scaling)
NT _a	nitrógeno total del agua	ANOSIM	Análisis de Similitudes
NT _s	nitrógeno total de sedimento		Análisis de porcentajes de similitud (Similarity Percentages)
OD	oxígeno disuelto	SIMPER	
Phae	faeopigmentos	ARD	Análisis de redundancia
PT _a	fósforo total del agua		
PT _s	fósforo total de sedimento	CAPÍTULO 4	
Sat%	porcentaje de saturación	S	Riqueza de especies
SST	sólidos suspendidos totales	AC	Análisis de Correspondencia
T	temperatura	GF	Grupos funcionales
		Cl _a	clorofila a

Anexo 2. Listado de datos primarios a consultar.

Capítulo 1

Mediciones morfométricas de la valva de las almejas colectadas en cada sitio de río Arroyito (AR) y embalse (RM) del río Limay. Ind: Individuo; longitud máxima (LV: antero-posterior), alto (AIV: desde el umbo hasta el margen ventral) y el ancho (AnV: distancia máxima perpendicular al plano formado por el LV y el AIV) de la valva.

<https://drive.google.com/file/d/1JFTix9EYpGPb0cy6FU28n4GjUOJVH7Ps/view>

Respuestas encuestas pescadores (perfil de pesquería)

<https://docs.google.com/forms/d/1K9r9wk0D8ZiOEta3lltxO9h6N6BQHhNw98AIAdqq5Ac/edit>

Capítulo 2

Variables ambientales de los sitios de muestreo de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueiras: FN) y embalse (Ezequiel Ramos Mexía: RM, Pichi Picún Leufú: PL) a lo largo del río Limay. pH: potencial de hidrógeno, CE: conductividad eléctrica, T: temperatura, OD: oxígeno disuelto, Sat %: porcentaje de saturación de oxígeno, PTA: fósforo total del agua; NTA: nitrógeno total del agua, Ca: calcio en agua, SST: sólidos suspendidos totales, Cla: clorofila a, PTs: fósforo total del sedimento, NTs: nitrógeno total del sedimento, CTs: carbono total del sedimento, MO: materia orgánica, ALA: arena-limo-arcilla, CV: coeficiente de variación.

https://drive.google.com/file/d/10GoX2TDI2NjeySnpvaO7-Xg_HWHmay3o/view

Capítulo 3

Abundancias de cada taxón en sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueira: FN) y embalses (Ezequiel Ramos Mexía Reservoir: RM, Pichi Picún Leufú Reservoir: PL), del río Limay. V: verano, O: otoño, I: invierno y P: primavera.

<https://drive.google.com/file/d/1QqHfRXDRkbQsOhXFofKXEKHD4Ke7dTPB/view>

Capítulo 4

Abundancias de cada taxón en sitios de río (Arroyito: AR, Fortín Nogueira: FN) y embalses (Ezequiel Ramos Mexía Reservoir: RM, Pichi Picún Leufú Reservoir: PL), del río Limay. V: verano, O: otoño, I: invierno y P: primavera.

<https://drive.google.com/file/d/1TdXIBcdWnlI6YwWoC5Esn3pczwnBE6QK/view>

Anexo 3. Características ecológicas y ambientales de los grupos funcionales algales, de acuerdo al código alfanumérico (Padisák et al. 2009).

Grupo funcional	Características ecológicas y ambientales del grupo
A	Hábitats templados: lagos claros, profundos y con poca base, con especies sensibles al aumento del pH.
B	Hábitats templados: lagos mesotróficos de tamaño pequeño y mediano con especies sensibles al inicio de la estratificación.
C	Hábitats templados: lagos eutróficos de tamaño pequeño y mediano con especies sensibles al inicio de la estratificación
E	Hábitats templados: generalmente lagos pequeños, poco profundos, de base pobre o estanques heterotróficos
F	Hábitats templados: lagos mesoeutróficos claros y profundamente mezclados
G	Hábitats templados: condiciones ricas en nutrientes en columnas de agua estancadas; pequeños lagos eutróficos y fases muy estables en cuencas fluviales y embalses más grandes.
H ₁	Hábitats templados: lagos eutróficos, estratificados y poco profundos con bajo contenido de nitrógeno.
J	Hábitats templados: sistemas poco profundos, mixtos y muy enriquecidos (incluidos muchos ríos de baja pendiente).
L ₀	Hábitats templados: lagos profundos y superficiales, oligo a eutróficos, medianos a grandes

MP	Hábitats templados: lagos poco profundos turbios e inorgánicos frecuentemente agitados.
N	Hábitats templados: capa mixta continua o semicontinua de 2 a 3 m de espesor. Esta asociación se puede representar en lagos poco profundos donde la profundidad media es de este orden o mayor, así como en la epilimnia de lagos estratificados cuando se satisface el criterio de mezcla.
P	Hábitats templados: similar a la del codón N pero en estados tróficos superiores
T	capas persistentemente mezcladas, en las que la luz es cada vez más la limitación y, por lo tanto, ambientes mixtos ópticamente profundos, incluida la clara epilimnia de lagos profundos en verano.
T _B	Hábitats templados: ambientes altamente lóticos (arroyos y riachuelos)
W ₁	Hábitats templados: estanques, incluso temporales, ricos en materia orgánica procedente de la ganadería o aguas residuales.
X ₃	Hábitats templados: ambientes oligotróficos poco profundos y bien mezclados.
X _{PH}	Hábitats templados: lagos alcalinos pequeños, incluso temporales, ricos en calcio, bien iluminados.