



## Estabilidade temporal dos níveis de variação gênica da espécie de bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) na Praia de Itaipu, Niterói, RJ

Ramon Pereira Lopes<sup>1</sup>, Michelle Rezende Duarte<sup>1\*</sup>, Roberto Campos Villaça<sup>2</sup> e Edson Pereira Silva<sup>1</sup>

Recebido: 6 de agosto de 2015 Recebido após revisão: 25 de abril de 2016 Aceito: 19 de setembro de 2016

Disponível on-line em <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/3487>

**RESUMO:** (Estabilidade temporal dos níveis de variação gênica da espécie de bivalve invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) na Praia de Itaipu, Niterói, RJ). A genética evolutiva do bivalve marinho invasor *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) foi investigada, pelo método de eletroforese de aloenzimas, para indivíduos coletados na Praia de Itaipu (Niterói, RJ) nos anos de 2005, 2009 e 2013. Sete sistemas enzimáticos foram interpretados como 11 *loci* gênicos. A heterozigosidade observada variou de 0,324 em 2013 a 0,534 em 2005, mas estas diferenças não foram significativas. Altos níveis de variação gênica em bioinvasores podem ser explicados como consequência do efeito Wahlund, que é acompanhado de desvios significativos ao equilíbrio Hardy-Weinberg e desequilíbrio de ligação entre *loci*. Não foram observados desequilíbrios de ligação e apenas dois *loci* apresentaram desvios significativos ao equilíbrio de Hardy-Weinberg (Mdh em 2005 e  $\alpha$ -Est-1 em 2013). A estabilidade temporal dos níveis de variação gênica de *I. bicolor* na Praia de Itaipu pode ser uma indicação de que esta população tenha atingido a fase do processo evolutivo da bioinvasão conhecida como “clímax”. Num primeiro momento, o efeito Wahlund pode ter contribuído para que a população de Itaipu respondesse às pressões ecológicas no sentido contrário à redução populacional e à extinção. Em um segundo momento, esta população amadureceu para o “clímax” alcançando o equilíbrio de Hardy-Weinberg para maioria dos *loci*.

**Palavras-chave:** Aloenzimas, Bioinvasão, Genética de populações, Moluscos.

**ABSTRACT:** (Temporal stability in levels of genetic variation of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) at Praia de Itaipu, Niterói city, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil.) We investigated the evolutionary genetics of the marine bioinvader bivalve *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) by the allozyme electrophoresis method. For that, we collected individuals in 2005, 2009, and 2013 at Praia de Itaipu (Niterói city, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil). Seven allozymic systems were interpreted as eleven *loci*. The observed heterozygosity ranged from 0.324 in 2013 to 0.534 in 2005, but such differences were not statistically significant. High levels of genetic variation in bioinvasors can be explained as being a consequence of the Wahlund effect, which results in significant deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium as well as in linkage disequilibrium. However, we observed no evidence of linkage disequilibrium, and only two *loci* showed significant deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium (Mdh in 2005 and  $\alpha$ -Est-1 in 2013). Temporal stability in the levels of genetic variation of *I. bicolor* at Praia de Itaipu may be an indication that the studied population has already reached the climax stage of the bioinvasion evolutionary process. Probably, in a first moment the Wahlund effect may have contributed for the population to respond to ecological pressures in a way contrary to population decline and extinction. In a second moment, the population may have reached maturity and climax, thus finally reaching the Hardy-Weinberg equilibrium for most *loci*.

**Keywords:** Allozymes, Bioinvasion, Molluscs, Population genetics.

### INTRODUÇÃO

Espécies invasoras, exóticas, não nativas, não indígenas ou alienígenas são organismos ou qualquer material biológico capaz de se propagar em um ecossistema onde seu registro anterior não foi documentado (Siokou *et al.* 2013).

Nem todas as espécies introduzidas tornam-se invasoras, sendo que o processo que envolve o fracasso no período de introdução ainda é pouco compreendido (Williamson & Fitter 1996). Estima-se que de todas as espécies introduzidas em novos habitats, apenas 10% ou menos consiga se estabelecer e tornar-se invasora (Moro *et al.* 2012). No entanto, as invasões biológicas já são apontadas como um grande agente causador de extinção

de espécies do planeta (Wilcove *et al.* 1998, Ricciardi 2004). Com isso, estudos de aspectos ecológicos das invasões biológicas (Oliveira & Creed 2008, Breves-Ramos *et al.* 2010, Ignacio *et al.* 2010, Teixeira *et al.* 2010, Lopez *et al.* 2014), bem como estudos de seus aspectos genéticos (Kolbe *et al.* 2004, Roman & Darling 2007, Gomulkiewicz *et al.* 2010, Lopes *et al.* 2014, Sarre *et al.* 2014) são cada vez mais comuns.

Normalmente no processo de bioinvasão há introdução de poucos indivíduos de uma determinada espécie, fenômeno conhecido como *bottleneck* (Maruyama & Fuerst 1985). Neste caso, há uma perda de diversidade alélica devido aos efeitos de deriva, já que o tamanho efetivo da população ( $N_e$ ) é baixo. Em populações pequenas, a

1. Laboratório de Genética Marinha e Evolução, Departamento de Biologia Marinha, Instituto de Biologia, Universidade Federal Fluminense. Outeiro São João Batista, s/n, Valonguinho, Centro, CEP 24001-970, Niterói, RJ, Brasil.

2. Laboratório de Ecologia Bêntica, Departamento de Biologia Marinha, Instituto de Biologia, Universidade Federal Fluminense. Outeiro São João Batista, s/n, Valonguinho, Centro, CEP 24001-970, Niterói, RJ, Brasil.

\* Autor para contato. E-mail: michellerezendeduarte@yahoo.com.br

probabilidade de reprodução entre indivíduos aparentados (endogamia) rapidamente se torna elevada, levando ao aumento da homozigose e expressão de alelos deletérios recessivos. Estes fenômenos levam a uma perda de diversidade alélica, portanto, espera-se que populações bioinvasoras apresentem baixos níveis de variação gênica (Roman & Darling 2007, Geller *et al.* 2010).

A variação gênica reduzida limita a habilidade de uma população em se adaptar e, além disso, populações de pequeno tamanho apresentam maior risco de extinção (Allendorf & Lundquist 2003). Assim, as invasões biológicas funcionam, geralmente, como *dead-end* evolutivos. No entanto, algumas populações introduzidas tornam-se invasoras (Kolbe *et al.* 2004). Dentre os organismos invasores estão os invertebrados marinhos que, geralmente, apresentam alta variação gênica em seus ambientes naturais (Ahmad *et al.* 1977, Nei 1978, Brand 1982, Beaumont & Beveridge 1984, Schaeffer *et al.* 1985, Benzie & Ballment 1994, Diehl & Biesiot 1994, Manchenko & Yakovlev 2001, Addison & Hart 2004, Magalhães *et al.* 2007) e organismos com essa característica tendem a se tornar invasores bem sucedidos (Morton, 1997). Entre estes, destacam-se os bivalves da região entremarés (Beaumont & Zouros 1991, Gallardo *et al.* 1998, José & Solferini 2007). Desta forma, populações de moluscos bivalves da região entremarés representam modelos interessantes para compreensão dos processos biológicos associados às invasões, bem como para o estudo dos processos evolutivos a elas relacionados (Holland 2000).

O *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) é um exemplo de bivalve marinho invasor encontrado no litoral do Brasil. Essa espécie é nativa do mar do Caribe e invadiu a costa brasileira, provavelmente por meio de incrustação nos cascos de navios e em águas de lastro (Henriques & Casarini 2009). Está presente no litoral brasileiro desde meados da década de 80, quando foi registrado em Atol das Rocas (Natal, RN) (Domaneshi & Martins 2002). Atualmente, *I. bicolor* pode ser encontrado em grande parte da costa brasileira, incluindo as regiões Nordeste (RN, PE e BA), Sudeste (SP e RJ) e Sul (PR e SC) (Breves *et al.* 2014). Ele possui rápido crescimento, apresentando altas densidades nos costões rochosos, ocorrendo desde a faixa superior do médio litoral até sete metros de profundidade. Suas conchas adotam as mais diversas formas e isso permite que este bioinvasor possa se expandir entre e sobre os demais organismos incrustantes do costão rochoso, limitando assim, a habilidade que esses organismos poderiam ter para obtenção de alimento (Zamprogno *et al.* 2010).

A variação gênica do bivalve invasor *I. bicolor* foi estudada por Aranha (2010) com espécimes coletados ao longo do litoral sudeste do Brasil. Neste trabalho, foram comparados os níveis de variação e estruturação genética dos bivalves *I. bicolor* (espécie invasora) e *Brachidontes solisianus* (espécie nativa), em uma abordagem geográfico-ecológica.

Neste trabalho, os padrões de variação gênica de *I. bicolor* foram estudados em um ponto da costa brasileira

(Praia de Itaipu, Rio de Janeiro, Brasil) em três momentos no tempo (2005, 2009, 2013) com o objetivo de investigar a evolução dos padrões de variação gênica no processo de invasão biológica dessa espécie nesse local.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Locais de amostragem*

Amostras de *I. bicolor* dos anos de 2005 (50 indivíduos), 2009 (24 indivíduos) e 2013 (42 indivíduos) foram obtidas na Praia de Itaipu (Fig. 1) (22°59'S; 43°04'O), Niterói, RJ, encaminhadas ao Laboratório de Genética Marinha e Evolução (LGME) da Universidade Federal Fluminense (UFF), onde foram mantidas a -20 °C até serem usadas para eletroforese de aloenzimas.

### *Eletroforese de aloenzimas*

Foi realizada eletroforese horizontal por métodos convencionais utilizando géis de 12,5% de amido (Harris & Hopkinson 1972). O organismo inteiro foi usado na realização das eletroforeses, devido ao pequeno tamanho de *I. bicolor*. Os géis foram corados para sete sistemas enzimáticos, que deram resultados interpretáveis para onze *loci* gênicos: Aminopeptidase da Leucina (Lap-1, Lap-2 e Lap-3), Desidrogenase do fosfogliconato (Pgd), Isomerase da glicose-6-fosfato (Pgi), Desidrogenase do malato (Mdh) Dismutase de superóxido (Sod), alfa-esterase ( $\alpha$ -Est-1 e  $\alpha$ -Est-2) e Enzima málica (Me-1 e Me-2). Os tampões utilizados foram o Tris Citrato pH 8,0 (Ward & Beardmore 1977) para os três primeiros sistemas enzimáticos e o descontínuo Tris Hidróxido de Lítio pH 8,0 (Selander *et al.* 1971) para os últimos quatro sistemas enzimáticos. Os alelos foram classificados de acordo com sua mobilidade anódica em ordem alfabética para cada *locus*.

### *Análise estatística*

Análise dos dados foi realizada utilizando os pacotes de software GENEPOP 3.3 (Raymond & Rousset 1995, Rousset 2008), BIOSYS 2.0 (Swofford & Selander 1981, 1997), FSTAT 2.9.3 (Goudet 2001) e BOTTLENECK 1.2.02 (Cornuet & Luikart 1996). A variação gênica foi

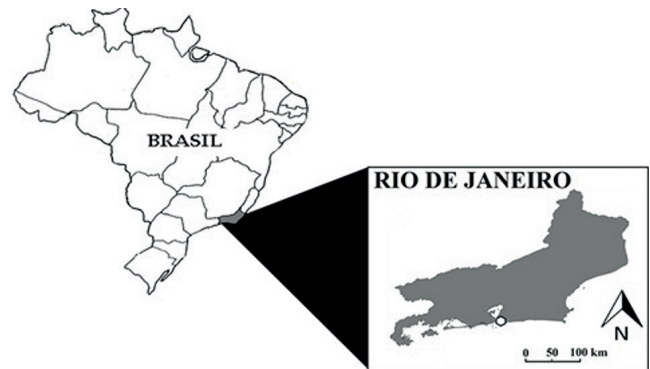


Figura 1. Ponto de coleta das amostras (Praia de Itaipu, Niterói, RJ).

estimada em nível de população através do número de *loci* polimórficos (um *locus* foi considerado polimórfico quando mais de um alelo foi detectado), número de alelos por *locus* e o número médio de heterozigotos observados e esperados ( $H_{OBS}$  e  $H_{ESP}$ , respectivamente) por *locus* (Nei 1987). Frequências genotípicas observadas em cada população de todos os *loci* analisados foram testadas para a conformação ao equilíbrio de Hardy-Weinberg utilizando o teste exato de Rousset & Raymond (1995). A hipótese nula testada foi de união dos gametas ao acaso e a hipótese alternativa foi déficit ou excesso de heterozigotos. Os valores de P foram obtidos através da cadeia de Markov (Guo & Thompson 1992). A existência de desequilíbrios de ligação foi verificada através da realização de testes exatos usando o método de cadeia de Markov. Os índices de endocruzamento de Wright foram usados para mensurar a variação gênica dentro de cada ano amostrado ( $f$ ) e entre os anos amostrados ( $\theta$ ) utilizando o método de Weir & Cockerham (1984), que leva em conta as diferenças de tamanho entre as amostras. As identidades e distâncias genéticas foram calculadas de acordo com Nei (1972) entre cada um dos três tempos investigados e foram construídos dendrogramas utilizando o algoritmo das médias aritméticas não ponderadas (UPGMA) e agrupamento de vizinhos (Neighbor-Joining-NJ). Utilizou-se o programa BOTTLENECK 1.2.02 (Cornuet & Luikart 1996) para testar possíveis efeitos de diminuição tamanho efetivo da população ( $N_e$ ), com base no princípio de que as populações que passaram por um gargalo genético recente mostram uma redução mais rápida do número de alelos do que o esperado (Luikart *et al.* 1998). Foi assumido o modelo de alelos infinitos (IAM) para todos os *loci* gênicos analisados (Kimura & Crow 1964). A significância foi testada usando o teste de Wilcoxon, com base em 1.000 repetições.

## RESULTADOS

Sete sistemas enzimáticos foram interpretados como onze *loci* gênicos:  $\alpha$ -Est-1,  $\alpha$ -Est-2, Lap-1, Lap-2, Lap-3, Me-1, Me-2, Mdh, Pgd, Pgi e Sod, sendo que todos os onze foram considerados polimórficos. O número de alelos por *locus* variou de 2 a 5 (Tab. 1). O valor heterozigosidade média observada foi alta, variando entre 0,324 e 0,534 (valor médio para todos os *loci* e anos amostrados = 0,430) (Tab. 2).

Desvios ao equilíbrio de Hardy-Weinberg foram testados para cada *locus* em cada ano amostrado. Apenas dois *loci* apresentaram desvios significativos da distribuição genotípica esperada (Mdh em 2005, e  $\alpha$ -Est-1 em 2013), nos dois casos devido ao déficit de heterozigotos (Tab. 3).

O valor geral de  $\theta$  e o valor geral de  $f$  foram, respectivamente, 0,104 e 0,220, os quais não foram significativamente diferentes de zero (Tab. 4).

As identidades genéticas (Nei 1978) podem ser vistas na Tab. 5. Os anos de 2005 e 2013 se mostraram mais semelhantes entre si, as análises de agrupamento são mostradas na Fig. 2.

O teste de Wilcoxon evidenciou que os resultados foram significativos para as amostras dos anos de 2005 e 2013, com valores de 0,00684 e 0,00488, respectivamente.

Não foi encontrado nenhum caso de desequilíbrio de ligação entre nenhum dos *loci* para nenhuma das populações estudadas ( $p < 0,001724$ , após a correção de Bonferroni).

**Tabela 1.** Frequências alélicas do bivalve *I. bicolor* para cada *locus*.

<i>Loci</i>	Alelo	Amostra		
		2005	2009	2013
$\alpha$ -Est-1	A	0,167	0,235	0,021
	B	0,646	0,147	0,583
	C	0,167	0,382	0,354
	D	0,021	0,235	0,042
N		24	17	24
$\alpha$ -Est-2	A	0,950	1,000	0,976
	B	0,050	0,000	0,024
N		50	24	42
Lap -1	A	0,250	0,053	0,088
	B	0,500	0,132	0,559
	C	0,250	0,605	0,324
	D	0,000	0,184	0,029
	E	0,000	0,026	0,000
N		2	19	17
Lap -2	A	0,167	0,111	0,132
	B	0,500	0,056	0,447
	C	0,333	0,722	0,421
	D	0,000	0,111	0,000
N		3	9	19
Lap -3	A	0,389	0,250	0,250
	B	0,500	0,125	0,432
	C	0,111	0,500	0,318
	D	0,000	0,063	0,000
	E	0,000	0,063	0,000
N		9	8	22
Me-1	A	0,500	0,200	0,833
	B	0,500	0,250	0,167
	C	0,000	0,550	0,000
N		1	10	12
Me-2	A	0,500	0,719	0,474
	B	0,500	0,281	0,526
N		5	16	19
Mdh	A	0,545	0,719	0,275
	B	0,364	0,281	0,450
	C	0,091	0,000	0,225
	D	0,000	0,000	0,050
N		11	16	40
Pgd	A	0,000	0,143	0,333
	B	0,500	0,643	0,542
	C	0,500	0,214	0,125
N		1	7	12
Pgi	A	0,000	0,045	0,155
	B	0,500	0,705	0,534
	C	0,444	0,250	0,259
	D	0,056	0,000	0,052
N		9	22	29
Sod	A	0,083	0,063	0,042
	B	0,917	0,938	0,958
N		12	24	12

**Tabela 2.** Níveis de variação gênica (Desvios-padrão entre parêntesis) para amostras de *I. bicolor*.

Amostra	Tamanho médio de amostra	Nº médio de alelos	% de loci polimórficos	Heterozigosidade média	
				Observada	Esperada*
2005	11,5 (± 4,3)	2,6 (± 0,2)	100,0	0,534 (± 0,104)	0,610 (± 0,088)
2009	15,6 (± 1,9)	3,1 (± 0,4)	90,9	0,430 (± 0,076)	0,465 (± 0,069)
2013	22,5 (± 3,2)	3,0 (± 0,3)	100,0	0,324 (± 0,052)	0,479 (± 0,069)
<b>Média</b>	16,53	2,9	96,7	0,43	0,52

\* Estimativa não-viciada (Nei 1978).

**Tabela 3.** Probabilidades (P) de equilíbrio de Hardy-Weinberg ( $H_0$ : união de gametas ao acaso).

Loci	Amostra		
	2005	2009	2013
$\alpha$ Est-1	0,2125	0,0664	0,0008*
$\alpha$ Est-2	0,0994	-	1,0000
Lap-1	0,3333	0,6393	0,0169
Lap-2	1,0000	1,0000	0,5148
Lap-3	0,0878	1,0000	0,0994
Me-1	-	0,1541	0,2547
Me-2	1,0000	0,5301	0,1637
Mdh	0,0007*	1,0000	0,2388
Pgd	-	0,1049	0,0644
Pgi	0,5024	0,1631	0,0026
Sod	1,0000	1,0000	-

\* Significativo após correção de Bonferroni ( $\alpha = 0,001724$ ).

**Tabela 5.** Matriz de similaridade genética. Acima da diagonal: identidade genética (NEI, 1978); abaixo da diagonal: valores de  $\theta$  2 x 2.

Amostras	2005	2009	2013
2005	*****	0,871	0,984
2009	0,1004	*****	0,844
2013	-0,0081	0,1325	*****

## DISCUSSÃO

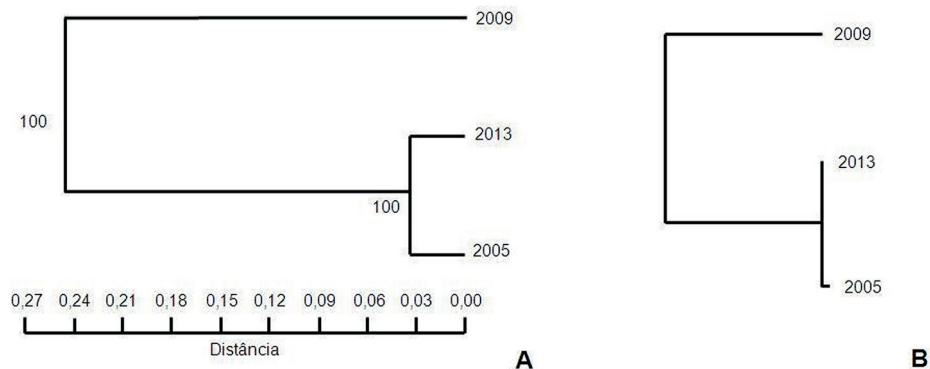
As fases iniciais do processo de bioinvasão geralmente representam eventos fundadores, portanto, é esperado que populações invasoras apresentem baixos níveis de variação gênica, devido à intensificação dos efeitos de deriva genética (Eckert *et al.* 1996). Entretanto, os níveis de variação gênica estimados para *I. bicolor* na Praia de Itaipu foram altos, mesmo quando comparados com os níveis de variação gênica já descritos para outros bival-

**Tabela 4.** Índices de endocruzamento de Weir e Cockerham para *I. bicolor*.

Loci	F	$\theta$	f
$\alpha$ -Est-1	0,324	0,127	0,226
$\alpha$ -Est-2	0,268	0,003	0,266
Lap-1	0,294	0,143	0,177
Lap-2	0,121	0,107	0,016
Lap-3	0,268	0,044	0,234
Me-1	0,473	0,381	0,149
Me-2	0,306	0,040	0,277
Mdh	0,316	0,106	0,235
Pgd	0,393	-0,079	0,437
Pgi	0,268	0,014	0,257
Sod	-0,066	-0,027	-0,038
<b>Média</b>	0,301	0,104	0,220

ves (Soroka *et al.* 1996, Berg *et al.* 1998, Laudien *et al.* 2003, Vargas *et al.* 2008) e esses níveis de variação gênica permaneceram estáveis nas três amostras estudadas ao longo de oito anos.

Allendorf & Lundquist (2003) afirmam que a ocorrência de múltiplos episódios de introdução na área invadida pode contribuir para aumento e manutenção dos níveis de variação gênica em espécies invasoras. Este fenômeno já foi demonstrado para bivalves invasores e outros organismos da região entremarés de costão rochoso (Martel *et al.* 2004, Therriault *et al.* 2005, Zardus & Hadfield 2005, Viard *et al.* 2006). Múltiplos episódios de introdução podem ser o mecanismo responsável pela alta variação gênica encontrada para a população de *I. bicolor* estudada neste trabalho, uma vez que o principal vetor de introdução da espécie descrito na literatura é a descarga de água de lastro (Carlton & Geller 1993,



**Figura 2.** Dendrogramas construídos com base nas distâncias genéticas de Nei (1972) entre as amostras de *I. bicolor* analisadas. A. Uso do algoritmo das médias aritméticas não ponderadas (UPGMA) com os resultados de porcentagem de ocorrência em 1.000 re-amostragens (Bootstrap). B. Uso do algoritmo de agrupamento de vizinhos (Neighbor-Joining-NJ).



Macisaac *et al.* 2002, Henriques & Casarini 2009, Zamprogno *et al.* 2010). Roman (2006) e Malacrida *et al.* (2007) afirmam que o esforço de introdução aumenta quanto maior a pressão de propágulos da espécie invasora e a frequência dos episódios de introdução, o que pode influenciar positivamente os níveis de variação gênica das populações invasoras. Segundo Holland (2001), a liberação frequente de indivíduos possibilita a mistura de populações espacialmente ou temporalmente separadas, minimizando as chances de extinção da espécie na área invadida pela redução dos efeitos de deriva genética nas populações. Esse fenômeno de mistura é o chamado efeito Wahlund (Johnson & Black 1984, Gaffney *et al.* 1990, Frankham 2005).

Numa população que é o resultado da mistura de grupos geneticamente distintos, as frequências dos alelos podem ser diferenciadas, portanto, o equilíbrio de Hardy-Weinberg só poderá ser alcançado depois de várias gerações de cruzamentos ao acaso. Antes que isto aconteça, muitas das combinações esperadas de alelos não serão encontradas na população misturada (Johnson & Black 1984). Portanto, o efeito Wahlund, além de promover o aumento da variação gênica, pode gerar muitos desvios significativos ao equilíbrio Hardy-Weinberg, o que não foi observado no presente estudo, bem como desequilíbrio de ligação entre *loci* (Laudien *et al.* 2003) que, também, não foram observados aqui.

A ausência de muitos desvios significativos ao equilíbrio Hardy-Weinberg e desequilíbrio de ligação entre *loci* de *I. bicolor* na população de Itaipu pode ser o resultado da interação de alguns fatores naturais como a heterogeneidade ambiental, a reprodução sexuada e ciclo de vida com estágio larval de longa duração da espécie.

Já se sabe que ambientes heterogêneos favorecem a variação gênica e segundo Powell (1971), a heterogeneidade ambiental é uma característica marcante do costão rochoso. De acordo com Allendorf & Lundquist (2003), o tipo de reprodução e o ciclo de vida também podem permitir o aumento e manutenção da variação gênica das espécies invasoras e auxiliá-las no processo de invasão.

A reprodução sexuada pode colaborar para o aumento da variação gênica das populações. Roman & Darling (2007), realizando um trabalho de revisão, observaram que populações invasoras com reprodução sexuada apresentaram maior capacidade de manutenção ou aumento de variação gênica quando comparados com populações com reprodução assexuada e isso se deve ao fato de haver troca de gametas, com conseqüente recombinação gênica.

Ciclo de vida com estágio larval de longa duração é comum a muitas espécies invasoras, incluindo o *I. bicolor* (Stepien *et al.* 2005, Viard *et al.* 2006). Larvas que permanecem por um tempo maior na coluna d'água possuem maior potencial de dispersão e conexão com populações geograficamente distantes, o que dificulta a sua estruturação e favorece a variação gênica (Hanski 1989). Aranha (2010) estudando a estrutura genética de *I. bicolor* entre São Paulo e Espírito Santo encontrou que frequências alélicas foram homogêneas entre as

populações para a maioria dos *loci*. O coeficiente de estruturação genética das amostras de *I. bicolor* analisadas neste trabalho também foi baixo e não significativo e a identidade genética alta, o que indica uma grande capacidade dispersiva da espécie. Um grande fluxo de indivíduos minimiza as chances de extinção da espécie na área invadida e reduz os efeitos de deriva genética (Hartl & Clark 1997).

Analisando a teoria sobre o processo de bioinvasão, bem como o histórico deste processo para o *I. bicolor* na região, é possível imaginar um cenário no qual os altos níveis de variação gênica, e a sua estabilidade temporal na população da Praia de Itaipu, tenha sido causado por múltiplos eventos de invasão (efeito Wahlund) sem, contudo, apresentar as marcas genéticas características deste fenômeno (desequilíbrios de Hardy-Weinberg para maioria dos *loci* e desequilíbrio de ligação entre eles).

O primeiro registro do *I. bicolor* na baía de Guanabara e arredores ocorreu no ano de 1998 (Silva *et al.* 1999). Supondo que, a partir dessa data, ocorreram múltiplos episódios de introdução na região, isso pode ter acelerado o processo de invasão da espécie, elevando o nível de variação gênica populacional (Roman & Darling 2007). Esse fato, adicionado a heterogeneidade ambiental do costão rochoso (Powell 1971) e as características biológicas da espécie, como reprodução sexuada, estágio larval de longa duração e alto potencial de dispersão (Aranha 2010), podem ter colaborado para que o *I. bicolor* chegasse ao “clímax” do processo de invasão em um tempo relativamente curto, alcançando assim, o equilíbrio de Hardy-Weinberg e equilíbrio de ligação entre os *loci*.

O clímax de qualquer processo de invasão ocorre quando a espécie exótica apresenta amplas distribuições geográficas e, também, altas densidades nos locais invadidos, tornando-se dominante (Colautti & Macisaac 2004). Esse estágio já foi registrado para o *I. bicolor*, em anos anteriores a 2005. Estudos realizados em praias do Rio de Janeiro, nos municípios de Arraial do Cabo (Fernandes *et al.* 2004) e Angra dos Reis observaram altas densidades e dominância do *I. bicolor*, principalmente nas regiões médias e inferiores do costão rochoso. Ou seja, no ano de 2005, as populações desse bivalve já estavam em “clímax”.

No ano de 2006, foi registrada uma mortalidade em massa nas populações de *I. bicolor* no litoral do estado do Rio de Janeiro (López 2008). Esse evento de mortalidade em massa resultou na redução da densidade da espécie, o que pode ser facilmente observado nos dias atuais. Assim, este bivalve se apresenta, agora, com grande distribuição geográfica e densidades moderadas (López 2008). Isso indica, provavelmente, que o *I. bicolor* passou a fazer parte efetiva da biota local, interagindo com as demais espécies da comunidade em que está inserido. Portanto, é possível que, assim como o bivalve *Perna perna* (Souza *et al.* 2003, 2004, 2005, 2009, 2010a, 2010b, 2011, 2012, Silveira *et al.* 2006, Weber & Silva 2008, Souza & Silva 2010, Fernandes *et al.* 2011), o *I. bicolor* já possa ser considerado uma espécie naturalizada.

Podemos concluir que a heterogeneidade ambiental, a reprodução sexuada, o ciclo de vida, bem como o estado de “clímax” da espécie na costa brasileira, pode ser uma explicação para ausência de desequilíbrios de ligação entre *loci* e presença de poucos *loci* em desacordo com a hipótese de equilíbrio de Hardy-Weinberg, embora as marcas dos efeitos de deriva genética sobre a população ainda possam ser percebidos (detecção de *bottlenecks* recentes nos anos de 2005 e 2013 amostrados na população de *I. bicolor* em Itaipu).

## REFERÊNCIAS

- ADDISON, J. A. & HART, M. W. 2004. Analysis of population genetic structure of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) using microsatellites. *Marine Biology*, 144: 243-251.
- AHMAD, M., SKIBINSKI, D. O. F. & BEARDMORE, J. A. 1977. An estimate of the amount of genetic variation in the common mussel *Mytilus edulis*. *Biochemical Genetics*, 15: 833-846.
- ALLENDORF, F. W. & LUNDQUIST, L. L. 2003. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, 17: 24-30.
- ARANHA, T. P. 2010. *Situação atual da ocorrência do bivalve invasor Isognomon bicolor no litoral norte paulista e variabilidade genética da espécie no sudeste brasileiro*. 104 f. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2010.
- BEAUMONT, A. R. & BEVERIDGE, C. M. 1984. Electrophoretic survey of genetic variation in *Pecten maximus*, *Chlamys opercularis*, *C. varia* and *C. distorta* from the Irish Sea. *Marine Biology*, 81: 299-306.
- BEAUMONT, A. R. & ZOUROS, E. 1991. Genetics of scallops. In: SHUMWAY, S. E. (Ed.). *Scallops: biology, ecology and aquaculture*. Amsterdam: Elsevier. p. 585-623.
- BENZIE, J. A. H. & BALLMENT, E. 1994. Genetic differences among black-lipped pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) populations in the western Pacific. *Aquaculture*, 127: 145-156.
- BERG, D. J., CANTONWINE, E. G., HOEH, W. R. & GUTTMAN, S. I. 1998. Genetic structure of *Quadrula quadrula* (Bivalvia: Unionidae): little variation across large distances. *Journal of Shellfish Research*, 17: 1365-1373.
- BRAND, L. E. 1982. Genetic variability and spatial patterns of genetic differentiation in the reproductive rates of the marine coccolithophores *Emiliania huxleyi* and *Gephyrocapsa oceanica*. *Limnology and Oceanography*, 27: 236-245.
- BREVES, A., SCARABINO, F. & LEONI, V. 2014. First records of the non-native bivalve *Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845) rafting to the Uruguayan coast. *Check List*, 10(3): 684-686.
- BREVES-RAMOS, A., JUNQUEIRA, A. O. R., LAVRADO, H. P., SILVA, S. H. G. & FERREIRA-SILVA, M. A. G. 2010. Population structure of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Rio de Janeiro State (Brazil). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90: 453-459.
- CARLTON, J. T. & GELLER, J. B. 1993. Ecological roulette: The global transport of non-indigenous marine organisms. *Science*, 261: 78-82.
- COLAUTTI, R. I. & MACISAAC, H. J. 2004. A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and Distributions*, 10: 135-141.
- CORNUET, J. M. & LUIKART, G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144: 2001-2014.
- DIEHL, W. J. & BIESIOT, P. M. 1994. Relationships between multilocus heterozygosity and morphometric indices in a population of the deep-sea red crab *Chaceon quinquegens* (Smith). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182: 237-250.
- DOMANESHI, O. & MARTINS, C. M. 2002. *Isognomon bicolor* (C. B. Adams) (Bivalvia: Isognomonidae): primeiro registro para o Brasil, redescricao da espécie e considerações sobre a ocorrência e distribuição de *Isognomon* na costa brasileira. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19: 611-627.
- ECKERT, C. G., MANICACCI, D. & BARRETT, S. C. H. 1996. Genetic drift and founder effect in native versus introduced populations of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution*, 50: 1512-1519.
- FERNANDES, F. C., RAPAGNÃ, L. C. & BUENO, G. D. B. 2004. Estudo da população do bivalve exótico *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) na Ponta da Fortaleza em Arraial do Cabo – RJ: In: SILVA, J. S. V. & SOUZA, R. C. C. L. (Org.). *Água de lastro e bioinvasão*. Rio de Janeiro: Editora Interciência. p. 133-141.
- FERNANDES, F. C., SOUZA, R. C. C. L. & SILVA, E. P. 2011. Bivalves marinhos introduzidos no Brasil. In: FERNANDEZ, M. A., SANTOS, S. B., PIMENTA, A. D. & THIENGO, S. C. (Ed.). *Tópicos em Malacologia: Ecos do XIX Encontro Brasileiro de Malacologia*. Rio de Janeiro: Technical Books Editora. p. 300-309.
- FRANKHAM, R. 2005. Invasion biology – resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity*, 94: 385.
- GAFFNEY, P. M., SCOTT, T. M., KOEHN, R. K. & DIEHL, W. J. 1990. Interrelationships of heterozygosity, growth rate and heterozygote deficiency in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Genetics*, 124: 687-699.
- GALLARDO, M. H., PEÑALOZA, L. & CLASING, E. 1998. Gene flow and allozymic population structure in the clam *Venus antiqua* (King of Broderip), (Bivalvia, Veneriidae) from Southern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 230: 193-205.
- GELLER, J. B., DARLING, J. A. & CARLTON, J. T. 2010. Genetic perspectives on marine biological invasions. *Annual Review of Marine Science*, 2: 367-393.
- GOMULKIEWICZ, R., HOLT, R. D., BARFIELD, M. & NUISMER, S. L. 2010. Genetics, adaptation, and invasion in harsh environments. *Evolutionary Application*, 3: 97-108.
- GOUDET, J. 2001. FSTAT 2.9.3: a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Software. Disponível em <<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>>. Acesso em: 03 ago. 2015.
- GUO, S. W. & THOMPSON, E. A. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics*, 48: 361-372.
- HANSKI, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 113-114.
- HARRIS, H. & HOPKINSON, D. A. 1972. Average heterozygosity per locus in man: an estimate based on the incidence of enzyme polymorphisms. *Annals of Human Genetics*, 36: 9-20.
- HARTL, D. H. & CLARK, A. G. 1997. *Principles of Population Genetics*. Massachusetts: Sinauer Associates. 542 p.
- HENRIQUES, M. B. & CASARINI, L. M. 2009. Avaliação do crescimento do mexilhão *Perna perna* e da espécie invasora *Isognomon bicolor* em banco natural da Ilha de Palma, Baía de Santos, Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 35: 577-586.
- HOLLAND, B. S. 2000. Genetics of marine bioinvasions. *Hydrobiologia*, 420: 63-71.
- HOLLAND, B. S. 2001. Invasion without a bottleneck: Microsatellite variation in natural and invasive populations of the brown mussel *Perna perna* (L). *Marine Biotechnology*, 3: 407-415.
- IGNACIO, B. L., JULIO, L. M., JUNQUEIRA, A. O. R. & FERREIRA-SILVA, M. A. G. 2010. Bioinvasion in Brazilian Bay: Filling gaps in the knowledge of Southwestern Atlantic biota. *Plos One*, 5(9): e13065. doi: 10.1371.
- JOHNSON, M. S. & BLACK, R. 1984. The Wahlund effect and the geographical scale of variation in the intertidal limpet *Siphonaria* sp. *Marine Biology*, 79: 295-302.
- JOSÉ, J. & SOLFERINI, V. N. 2007. Population genetics of *Collisella subrugosa* (Patellogastropoda: Acmaeidae): evidence of two scales of population structure. *Genetica*, 130: 73-82.
- KIMURA, M. & CROW, J. F. 1964. The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*, 49: 725-738.

- KOLBE, J. J., GLOR, R. E., SCHETTINO, L. R., LARA, A. C., LARSON, A. & LOSOS, J. B. 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, 431: 177-181.
- LAUDIEN, J., FLINT, N. S., VAN DER BANK, F. H. & BREY, T. 2003. Genetic and morphological variation in four populations of the surf clam *Donax serra* (Röding) from southern African sandy beaches. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31: 751-772.
- LOPES, R. P., DUARTE, M. R. & SILVA, E. P. 2014. A Genética e as invasões biológicas: dois estudos de caso de bivalves invasores do Brasil. *Genética na Escola*, 9: 86-91.
- LÓPEZ, M. S. 2008. *O bivalve invasor Isognomon bicolor (C.B. Adams, 1845) e seu papel nas comunidades de entremarés rochoso na região de ressurgência do Cabo Frio, RJ*. 227 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 2008.
- LOPEZ, M. S., LAVRADO, H. P. & COUTINHO, R. 2014. Structure of intertidal sessile communities before and after the invasion of *Isognomon bicolor* (CB Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) in southeastern Brazil. *Aquatic Invasions*, 9(4): 457-465.
- LUIKART, G., ALLENDORF, F. W., CORNUET, J. M. & SHERWIN, W. B. 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity*, 89: 238-247.
- MACISAAC, H. J., ROBBINS, T. C. & LEWIS, M. A. 2002. Biological invasions of aquatic habitats in Europe and the Great Lakes: modeling ships' ballast water as invasion threats to the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 1245-1256.
- MAGALHÃES, M., MARTINEZ, R. A. & GAIOTTO, F. A. 2007. Genetic diversity of *Litopenaeus vannamei* cultivated in Bahia state, Brazil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 42: 1131-1136.
- MALACRIDA, A. R., GOMULSKI, L. M., BONIZZONI, M., BERTIN, S., GASPERI, G. & GUGLIELMINO, C. R. 2007. Globalization and fruit fly invasion and expansion: the medfly paradigm. *Genetica*, 131: 1-9.
- MANCHENKO, G. P. & YAKOVLEV, S. N. 2001. Genetic divergence between three sea urchin species of the genus *Stroglyocentrotus* from the Sea of Japan. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29: 31-44.
- MARTEL, C., VIARD, F., BOURGUET, D. & GARCIA-MEUNIER, P. 2004. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. II. Expansion along the Atlantic coast. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 163-172.
- MARUYAMA, T. & FUERST, P. A. 1985. Population bottlenecks and nonequilibrium models in population genetics. II. Number of alleles in a small population that was formed by a recent bottleneck. *Genetics*, 111: 675-689.
- MORO, M. F., SOUZA, V. C., OLIVEIRA-FILHO, A. T., QUEIROZ, L. P., FRAGA, C. N., RODAL, M. J. N., ARAÚJO, F. S. & MARTINS, F. R. 2012. Alienígenas na sala: o que fazer com espécies exóticas em trabalhos de taxonomia, florística e fitossociologia? *Acta Botanica Brasílica*, 26: 991-999.
- MORTON, B. 1997. The aquatic nuisance species: a global perspective and review. In: D'ITRI, F. (Ed.). *Zebra mussels and other aquatic species*. Michigan: Ann Arbor Press. p 1-54.
- NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106: 283-292.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583-590.
- NEI, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York: Columbia University Press. 512 p.
- OLIVEIRA, A. E. S. & CREED, J. C. 2008. Mollusca, Bivalvia, *Isognomon bicolor* (C. B. Adams 1845): Distribution extension. *Check List*, 4: 386-388.
- POWELL, R. 1971. Genetic polymorphisms in varied environments. *Science*, 174: 1035-1036.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995. GENEPOP (Version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86(3): 248-249.
- RICCIARDI, A. 2004. Assessing species invasions as a cause of extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 619.
- ROMAN, J. & DARLING, J. A. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 454-464.
- ROMAN, J. 2006. Diluting the founder effect: cryptic invasions expand a marine invader's range. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273: 2453-2459.
- ROUSSET, F. & RAYMOND, M. 1995. Testing heterozygote excess and deficiency. *Genetics*, 140: 1413-1419.
- ROUSSET, F. 2008. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8: 103-106.
- SARRE, S. D., AITKEN, N., ADAMACK, A. T., MACDONALD, A. J., GRUBER, B. & COWAN, P. 2014. Creating new evolutionary pathways through bioinvasion: the population genetics of *Brush-tail possums* in New Zealand. *Molecular Ecology*, 23(14): 3419-3433.
- SCHAEFFER, S. W., KELLER, E. C. J. & BUROKER, N. E. 1985. Population genetics of *Melampus bidentatus* (Gastropoda: Pulmonata): the effect of planktonic development on gene flow. *Genetica*, 66: 223-229.
- SELANDER, R. K., SMITH, M. H., YANG, S. Y., JOHNSON, W. E. & GENTRY, J. R. 1971. *Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus. I: variation in the old-field mouse (Peromyscus polionotus)*. *Studies in Genetics VI*. Texas: Univ. Texas Publ. p. 49-90.
- SILVA, S. H. G., YONESHIGUE-VALENTIN, Y., JUNQUEIRA, A. O. R., LAVRADO, H. P., SOUZA, M. M., FALCÃO, A. P. C., VIANA, M. S. & MAYER-PINTO, M. 1999. Comunidades de substrato consolidado na Baía de Guanabara, RJ (Brasil): variações espaço-temporais relacionadas ao grau de eutrofização. In: CONGRESSO LATINOAMERICANO SOBRE CIENCIAS DEL MAR, VIII 1999, Trujillo. *Resúmenes ampliados...* p. 467-469.
- SILVEIRA, N. G., SOUZA, R. C. C. L., FERNANDES, F. C. & SILVA, E. P. 2006. Occurrence of *Perna perna*, *Modiolus carvalhoi* (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) and *Megabalunus coccopoma* (Crustacea, Cirripedia) off Areia Branca, Rio Grande do Norte State, Brazil. *Biociências*, 14(1): 89-90.
- SIOKOU, I., ATEŞ, A. S., AYAS, D., BEN SOUISSI, J., CHATTERJEE, T., DIMIZA, M., DURGHAM, H., DOGRAMMATZI, K., ERGUDEN, D., GERAKARIS, V., GREGO, M., ISSARIS, Y., KADIS, K., KATAĞAN, T., KAPIRIS, K., KATSANEVAKIS, S., KERKHOF, F., PAPASTERGIADOU, E., PEŠIĆ, V., POLICHRONIDIS, L., RIFI, M., SALOMIDI, M., SEZGIN, M., TRIANTAPHYLLOU, M., TSIAMIS, K., TURAN, C., TZIORTZIS, I., D'UDEKIM D'ACÓZ, C., YAGLIOGLU, D., ZAOUALI, J. & ZENETOS, A. 2013. New Mediterranean marine biodiversity records. *Mediterranean Marine Science*, 14: 238-249.
- SOROKA, M., WACHOWIAK-ZIELINSKA, M. & ZIELINSKI, R. 1996. Genetic variability in selected Polish population of *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia: Dreissenidae). *Journal of Applied Genetics*, 37: 105-120.
- SOUZA, R. C. C. L. & SILVA, E. P. 2010. Moluscos marinhos na pré-história: estudando a evolução da biodiversidade. *Boletim Informativo da Associação Brasileira de Biologia Marinha*, 3(3): 4-7.
- SOUZA, R. C. C. L., CALANZAS, S. & SILVA, E. P. 2009. Impacto das espécies invasoras no ambiente aquático. *Ciência e Cultura*, 61: 35-41.
- SOUZA, R. C. C. L., FERNANDES, F. C. & SILVA, E. P. 2003. A study on the occurrence of the brown mussel *Perna perna* on the sambaquis of the Brazilian coast. *Revista do Museu de Arqueologia e Etnologia USP*, 13: 3-24.
- SOUZA, R. C. C. L., FERNANDES, F. C. & SILVA, E. P. 2004. Distribuição atual do mexilhão *Perna perna* no mundo: um caso recente de bioinvasão. In: SILVA, J. S. V. & SOUZA, R. C. C. L. (Org.). *Água de lastro e bioinvasão*. Rio de Janeiro: Editora Interciência. p. 157-172.
- SOUZA, R. C. C. L., LIMA, T. A. & SILVA, E. P. 2010a. Holocene molluscs from Rio de Janeiro state coast, Brazil. *Check List*, 6(2): 301-308.



- SOUZA, R. C. C. L., LIMA, T. A. & SILVA, E. P. 2011. *Conchas marinhas de sambaquis do Brasil*. Rio de Janeiro: Technical Books Editora. 251 p.
- SOUZA, R. C. C. L., LIMA, T. A. & SILVA, E. P. 2012. Remarks on the biodiversity of marine molluscs from late Holocene Brazilian shell mounds. In: INTERNATIONAL COUNCIL FOR ARCHAEOZOOLOGY CONFERENCE, 11, 2012, Oxford. *Proceedings...* Oxford: Archaeopress, Publishers of British Archaeological Reports. p. 245-256.
- SOUZA, R. C. C. L., SILVA, E. P. & FERNANDES, F. C. 2005. Sambaqui: baú de preciosas informações. *Ciência Hoje*, 36(214): 72-74.
- SOUZA, R. C. C. L., TRINDADE, D. C., DECCO, J., LIMA, T. A. & SILVA, E. P. 2010b. Archaeozoology of marine mollusks from Sambaqui da Tarioba, Rio das Ostras, Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia*, 27(3): 363-371.
- STEPIEN, C. A., BROWN, J. E., NEILSON, M. E. & TUMEO, M. A. 2005. Genetic diversity of invasive species in the Great Lakes versus their Eurasian source populations: insights for risk analysis. *Risk Analysis*, 25: 1043-1060.
- SWOFFORD, D. L. & SELANDER, R. B. 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity*, 72: 281-283.
- SWOFFORD, D. L. & SELANDER, R. B. 1997. Biosys-2. a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. *Illinois Natural History Survey*. Chicago: Illinois. 78 p.
- TEIXEIRA, M. T., BARBOSA, J. S. P., LÓPES, M. D., FERREIRA-SILVA, M. A. G., COUTINHO, R. & VILLAGA, R. C. 2010. Bioinvasão marinha: Os bivalves exóticos de substrato consolidado e suas interações com a comunidade receptora. *Oecologia Australis*, 14: 381-402.
- THERRIAULT, T. W., ORLOVA, M. I., DOCKER, M. F., MACISAAC, H. J. & HEATH, D. D. 2005. Invasion genetics of a freshwater mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in eastern Europe: high gene flow and multiple introductions. *Heredity*, 95: 16-23.
- VARGAS, K., ASAKURA, Y., IKEDA, M., TANIGUCHI, N., OBATA, Y., HAMASAKI, K., TSUCHIYA, K. & KITADAS, S. 2008. Allozyme variation of littleneck clam *Ruditapes philippinarum* and genetic mixture analysis of foreign clams in Ariake Sea and Shiranui Sea off Kyushu Island, Japan. *Fisheries Science*, 74: 533-543.
- VIARD, F., ELLIEN, C. & DUPONT, L. 2006. Dispersal ability and invasion success of *Crepidula fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval-dispersal model. *Helgoland Marine Research*, 60: 144-152.
- WARD, R. D. & BEARDMORE, J. 1977. A. Protein variation in sympatric freshwater *Lymnaea peregra* and *L. ovata* (Gastropoda: Lymnaeidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 139-149.
- WEBER, L. I. & SILVA, E. P. 2008. Sistemática molecular e genética de populações. In: RESGALLA JR., C., WEBER, L. I. & CONCEIÇÃO, M. B. (Org.). *O Mexilhão Perna perna (L.): biologia, ecologia e aplicações*. Rio de Janeiro: Editora Interciência. p. 121-149.
- WEIR, B. S. & COCKERHAM, C. C. 1984. Estimating F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 38: 1358-1370.
- WILCOVE, D. S., RUBENSTEIN, D., DUBOW, J., PHILIPS, A. & LOSOS, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*, 48: 607-616.
- WILLIAMSON, M. H. & FITTER, A. 1996. The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78: 163-170.
- ZAMPROGNO, G. C., FERNANDES, L. L. & FERNANDES, F. C. 2010. Spatial variability in the population of *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Mollusca, Bivalvia) on rocky shores in Espírito Santo, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 58: 23-29.
- ZARDUS, J. D. & HADFIELD, M. G. 2005. Multiple origins and incursions of the Atlantic barnacle *Chthamalus proteus* in the Pacific. *Molecular Ecology*, 14: 3719-3733.