

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
Carrera de Ciencias Biológicas

Efecto de la temperatura, concentración de oxígeno y tipo de sustrato en la distribución de *Corbicula largillierti* en la cuenca del Río Suquía, Córdoba, Argentina

Tesinista: Rodriguez Florencia Anahí

Directora: Torre Luciana

Co-Directora: Reyna Sandri Paola

Departamento de Diversidad Biológica y Ecología
Ecología Marina

Efecto de la temperatura, concentración de oxígeno y tipo de sustrato en la distribución de *Corbicula largillierti* en la cuenca del Río Suquía, Córdoba, Argentina

Tesinista: Rodriguez Florencia Anahí

Firma:

Directora: Torre Luciana

Firma:

Co-Directora: Reyna Sandri Paola

Firma:

Departamento de Diversidad Biológica y Ecología

Ecología Marina

Efecto de la temperatura, concentración de oxígeno y tipo de sustrato en la distribución de *Corbicula largillierti* en la cuenca del Río Suquía, Córdoba, Argentina

Tribunal examinador:

Nombre y apellido: Firma:

Nombre y apellido: Firma:

Nombre y apellido: Firma:

Fecha:/...../.....

Calificación:

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar a mis directoras, Lu y Pao, no solo por ayudarme a crecer académicamente sino también personalmente. Transitar mis últimos pasos de esta carrera junto a ellas fue un privilegio de incesante aprendizaje. Gracias por la paciencia, comprensión y cariño.

Al tribunal evaluador por su buena predisposición, evaluación y aportes.

A la FCEFYN y a la UNC por la educación recibida.

A la gente de la cátedra de diversidad animal, por permitirme usar sus instalaciones, por el apoyo y la ayuda al momento de realización de mis experimentos.

A Marquitos y Ricky por darme la oportunidad de realizar mi tesina en la cátedra, y a los chicos del laboratorio por siempre hacerme sentir bienvenida, por sus consejos, su apoyo y ayuda en mis momentos de trabajo, y sus mates y risas en los momentos de dispersión (y trabajo también...). Gracias por hacer no solo más ameno el proceso sino también divertido.

A mis amigas, las de toda la vida, por apoyarme, por comprender mis ausencias, por escucharme aunque muchas veces no entendieran de lo que hablaba, simplemente gracias por su incondicionalidad.

A mis amigas que me regaló esta carrera, con quienes aprendí a compartir pasiones. El camino fue más fácil y lindo gracias a ellas. Gracias por crecer junto a mí.

A mi familia, mi gran familia, por su amor y constante apoyo.

A mis hermanos, simplemente por estar, por el acompañamiento constante durante todos estos años, por sentir mis caídas y logros como si fueron suyos. Gracias Juli, Bel y Fran.

Y principalmente a mis papás, por permitirme la posibilidad de soñar y hacer esos sueños realidad, hoy puedo decir que soy Bióloga gracias a ellos. Gracias por darme una vida maravillosa.

¡Gracias a todos por ayudarme a llegar hasta la meta!

ÍNDICE

Contenido

AGRADECIMIENTOS.....	3
ÍNDICE.....	4
RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN.....	6
HIPÓTESIS GENERAL.....	11
PREDICCIONES.....	11
OBJETIVO GENERAL.....	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
Área de estudio	12
Recolección de individuos y aclimatación.....	13
Recolección y tratamiento de sedimentos.....	13
Diseño experimental para el estudio del efecto de la temperatura y la granulometría del sustrato	13
Evaluación de la tasa metabólica	14
Evaluación del comportamiento de enterramiento por temperatura y granulometría	15
Determinación de los requerimientos mínimos de oxígeno.....	16
Análisis de datos.....	17
RESULTADOS	19
Efecto de la temperatura sobre la tasa metabólica de <i>Corbicula largillierti</i>	19
Efecto de la temperatura y la granulometría del sustrato en aspectos comportamentales de enterramiento de <i>Corbicula largillierti</i>	19
Determinación de los requerimientos mínimos de oxígeno.....	25
DISCUSIÓN.....	28
BIBLIOGRAFÍA.....	33

RESUMEN

Las almejas asiáticas del género *Corbicula*: *Corbicula largillierti* (Philippi, 1844) y *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) son moluscos invasores, que se presume que entre fines de los años '60 y principio de los '70 ingresaron accidentalmente a la Argentina, a través de la cuenca del Río de La Plata. En el centro de Argentina, en la provincia de Córdoba, este género se distribuye en el río Carcarañá, el embalse de Río Tercero y en la cuenca del Río Suquía. En la cuenca del Río Suquía, *C. fluminea* se encuentra restringida a un ambiente léntico (embalse San Roque), mientras que, la presencia de *C. largillierti* se detectó en ríos y arroyos de la parte alta y media de la cuenca, sin registrarse su presencia en el embalse, el cual se encuentra ubicado en el centro de la misma. Frente a esto, resulta interesante replantearse cuáles son los factores ambientales que determinan la ausencia de *C. largillierti* en dicho cuerpo de agua. Entre el listado de factores que parecen diferenciar el ambiente del embalse con el de los ríos serranos se encuentran, una mayor temperatura promedio en el embalse, el tipo de sustrato característico de cada zona y la concentración de oxígeno que suele ser mucho menor en el embalse.

Para conocer si dichos factores ambientales podrían estar influenciando en la distribución de *C. largillierti*, se evaluó: (1) la respuesta metabólica frente a un incremento de temperatura, (2) aspectos comportamentales de enterramiento a diferentes granulometrías frente a un aumento de temperatura (3) el consumo de oxígeno en función de la concentración ambiental del mismo (con fines comparativos esta última evaluación se realizó también en *C. fluminea*).

Se observó que *C. largillierti* es sensible a temperaturas elevadas (30 °C), que no presenta una preferencia de sustrato y tiene un consumo de oxígeno característico de un conformador de oxígeno, con un punto crítico por debajo de las concentraciones presentes en el embalse, durante los meses de verano. Para *C. fluminea* se registró un consumo de oxígeno propio de un regulador de oxígeno y con un punto crítico inferior al de *C. largillierti*, lo que probablemente ha permitido su establecimiento en el embalse.

De acuerdo a los resultados obtenidos en el presente trabajo se podría inferir que la ausencia de *C. largillierti* en el embalse se vería explicada por las altas temperaturas y la escasa concentración de oxígeno en el mismo. Además se puede inferir que *C. fluminea* presenta un potencial invasor mayor que *C. largillierti*.

INTRODUCCIÓN

Aunque la distribución de especies puede cambiar naturalmente con el tiempo, las actividades humanas aumentan desmesuradamente la velocidad y la escala espacial de estos cambios, produciendo accidental o deliberadamente el movimiento de organismos en todo el mundo. Si bien la mayoría de los individuos pueden morir durante el proceso de transporte o poco después de su liberación, otros logran sobrevivir. De éstos, algunos se integran como parte de la biodiversidad local, pudiendo generar graves efectos en el ecosistema, amenazar las especies nativas, afectar la salud humana y generar impactos económicos: a estas especies se las denomina invasoras (Kolar y Lodge 2001). Por lo cual, la introducción de especies se encuentra entre los impactos más importantes, menos controlados y menos reversibles, que el hombre produce al ecosistema. Debido a los impactos que producen, en los últimos años han aumentado los estudios enfocados en este fenómeno (Hulme, 2017; Simberloff *et al.* 2013).

Los lagos, estuarios y ríos son particularmente propensos a invasiones (Ricciardi y Macisaac 2000) debido a la gran cantidad y variedad de vectores de transporte y agentes perturbadores antropogénicos que afectan a estos sistemas. Las vías de introducción pueden ir desde la introducción deliberada de especies, hasta otras no intencionales tales como el transporte irregular de aguas de lastre, las liberaciones de acuarios, acuicultura, escape de especies transportadas con fines ornamentales, agrícolas, entre otras. Además, una vez establecidas las especies acuáticas invasoras es casi imposible su erradicación (Darrigran y Damborenea 2006).

Entre las clases de invasores de aguas dulces ecológicamente importantes se incluyen los moluscos, que son consumidores primarios capaces de modificar las condiciones bioquímicas del sistema y el ciclado de nutrientes (Costa *et al.* 2017; Strayer y Malcom 2007). En el caso de los moluscos bivalvos, estos pueden incluso acumularse en estructuras artificiales de bajo flujo (por ejemplo tuberías, filtros) obstruyendo el paso del agua y generando un impacto negativo a nivel industrial (Nakano y Strayer 2014).

En las últimas décadas, en aguas continentales de Sudamérica se han reportado especies de bivalvos invasores de agua dulce, entre los cuales se pueden nombrar: el mejillón dorado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), las almejas asiáticas del género *Corbicula*: *Corbicula largillierti* (Philippi, 1844), *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) y *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774). Las dos primeras (Fig. 1.a), se presume que entre fines de los años '60 y principio de los '70 ingresaron accidentalmente a la Argentina, a través de la cuenca del Río de La Plata (Ituarte, 1981).

El conocimiento sobre el impacto en el ambiente natural que provocó y provoca la invasión de estos moluscos bivalvos en la región Neotropical es escaso. Ello se debe, probablemente, a la poca o nula trascendencia que se otorgaba a la problemática

causada por las especies invasoras, en la época de la introducción. En Estados Unidos, *C. fluminea* recibe el calificativo de “especie peste” (McMahon, 2000) por poseer una alta capacidad reproductiva, una alta tasa de crecimiento, un temprano estado juvenil libre y un gran poder de dispersión, además de los importantes problemas económicos que provocaba al ocluir cañerías, canales de riego, provocando lo que se conoce como *macrofouling* (Sousa *et al.* 2008). La adaptación al medio y el alto potencial reproductivo de *C. fluminea*, no sólo para América del Norte, sino también en la región Neotropical, la convierten en un eslabón importante dentro del espectro trófico de los ecosistemas.

A pesar de la amplia distribución de *C. largillierti* en Sudamérica y en el país (Reyna *et al.* 2018; Rumi *et al.* 2007), poco se conoce respecto a la biología, fisiología y ecología de la especie, mientras todos los estudios realizados a nivel local y regional se enfocan en el estudio de *C. fluminea*. En base a las características similares que comparten las especies, es posible inferir que *C. largillierti* pueda generar en los ecosistemas los mismos efectos que *C. fluminea*.

Actualmente la distribución de estas dos especies en Argentina se extiende desde el norte del país hasta la Patagonia (Rumi *et al.* 2007; Reyna *et al.* 2013; Torre y Reyna 2013). En el centro de Argentina, en la provincia de Córdoba, este género se distribuye en el río Carcarañá (Darrigran y Damborenea 2005), el embalse de Río Tercero (M. Tatián, comunicación personal) y en la cuenca del Río Suquía (Reyna *et al.* 2013).

El mecanismo que permitió la introducción de estos bivalvos en la cuenca del Río Suquía es incierto, ya que está geográficamente desconectado de la zona de arribo (cuenca del Río de la Plata). La introducción accidental a través de larvas presentes en las embarcaciones recreativas y de pesca es una de las causas más probables (Strayer, 2010; Reyna *et al.* 2013). A partir de entonces, la expansión se habría producido por mecanismos naturales. La dispersión natural de estas especies ocurre típicamente durante dos etapas de su desarrollo: *veliger* y las formas juveniles (Darrigran, 2002). En ambos casos, la dispersión se ve favorecida por el transporte pasivo de la corriente, lo que permite la colonización aguas abajo (Counts, 1986). La capacidad de dispersión durante la etapa adulta es menor, pero puede verse favorecida por las actividades humanas que promueven el transporte (Darrigran y Damborenea 2005).

En la cuenca del Río Suquía resulta llamativo que mientras *C. fluminea* se encuentra restringida al embalse San Roque, *C. largillierti* se distribuye en ríos y arroyos de la parte alta y media de la cuenca, sin registrarse su presencia en el embalse, el cual se encuentra ubicado en el centro de la misma (Reyna *et al.* 2013) (Fig. 1.b). Frente a esto y en ausencia de barreras claras para su dispersión, resulta interesante replantearse cuáles son los factores ambientales que determinan la ausencia de *C. largillierti* en dicho cuerpo de agua.



Figura 1. (a) Imagen de *Corbicula largillierti* (izquierda) y *Corbicula fluminea* (derecha). (b) Distribución en la cuenca del Río Suquia de *C. fluminea* (embalse San Roque) y *C. largillierti* (parte alta y media de la cuenca, y ausencia en el embalse San Roque).

Entre los principales factores ambientales determinantes de la distribución de moluscos bivalvos en un cuerpo de agua se encuentran, la temperatura, el tipo de sustrato y la disponibilidad de oxígeno, entre otros (Reyna *et al.* 2018; Le Moullac *et al.* 2007; Schmidlin y Baur 2007).

La temperatura es una variable ambiental decisiva, que determina en gran medida la tasa metabólica de los organismos. En el caso particular de los bivalvos, se ha observado que la tasa metabólica aumenta conforme aumenta la temperatura y disminuye cuando se alcanza el límite óptimo (Xiao *et al.* 2014). A su vez, se conoce que la tasa metabólica varía en los organismos en función de su edad, grado de actividad, estado fisiológico y nivel de estrés. Es por esto que la evaluación de la misma es un buen indicador del grado de estrés o aclimatación de un organismo a diferentes condiciones (Saucedo *et al.* 2004). Los cambios metabólicos asociados con los regímenes de temperatura probablemente se traduzcan en variaciones en la aptitud de la población y, en última instancia, en una escala macro-ecológica, determine la distribución de la especie. De hecho, la distribución espacial y los patrones de dispersión de una especie dada, están a menudo ligadas por la temperatura, por rangos de tolerancia térmica y óptimos fisiológicos (Feng y Papes 2017; Rosa *et al.* 2012). Se sabe que *C. fluminea* es capaz de tolerar temperaturas de más de 40 °C por cortos periodos de tiempo, y de sobrevivir por tiempos prolongados entre 30 y 35 °C (Cataldo, 2001). Si bien para *C. largillierti* no se conoce el grado de tolerancia a temperaturas máximas, su presencia se ha registrado en un rango más acotado de temperaturas máximas y mínimas que *C. fluminea* (Reyna *et al.* 2018) (Fig. 2).

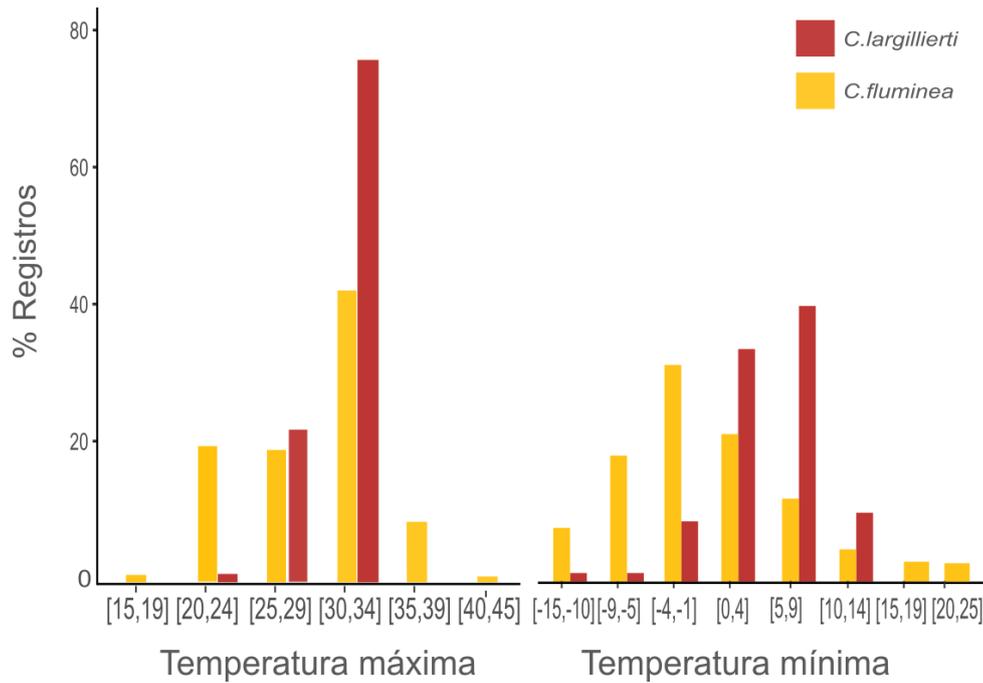


Figura 2. Porcentaje de registros de *C. fluminea* y *C. largillierti* para rangos de temperaturas máximas y mínimas. Modificado de Reyna *et al.* (2018)

Por otro lado, se conoce que en los bivalvos su distribución y abundancia puede estar correlacionada con la granulometría del sustrato ya que puede influir en la tasa de enterramiento y de este modo afectar la capacidad del bivalvo para evadir a los predadores o para restablecer contacto con la masa de agua luego de un enterramiento por deposición de sedimentos. Asimismo, la distribución de las especies puede estar determinada por la selección de un sustrato particular, por parte de las larvas en el momento de asentamiento o por individuos adultos mediante movimiento activo (Alexander *et al.* 1993). Se conoce que *C. fluminea* tiene la capacidad de colonizar una amplia variedad de sustratos, desde roca, grava, canto rodado, arena y arcillas (Belanger *et al.* 1985; Horne y McIntosh 1979; Rodgers *et al.* 1979), aunque Schmidlin y Baur (2007) hallaron preferencia por sustrato de arena fina (0,25-0,7 mm) o mezcla de arena fina y gruesa (2,5-4,5 mm). Con respecto a *C. largillierti*, se la encuentra en sustratos arenosos y ambientes cuyos sustrato está compuesto por sedimentos limosos (en arroyos y cuerpos de agua léntico), donde se observa que predomina en densidades sobre *C. fluminea* (Azevêdo *et al.* 2016, Darrigran, 2002; 1991).

En relación a la disponibilidad de oxígeno, muchos animales acuáticos son capaces de tolerar variaciones en la concentración ambiental hasta ciertos límites y en gran medida de esto depende su capacidad de invadir un sistema (Lagos *et al.* 2017). De acuerdo a esto, se pueden clasificar a los diferentes organismos según la estrategia que implementan para lidiar con las variaciones de oxígeno ambiental entre los *conformadores* y los *reguladores* del oxígeno. En los conformadores estrictos el consumo de oxígeno es completamente dependiente de la presión parcial de oxígeno en el agua. Los reguladores en cambio se caracterizan por mantener los niveles de consumo independiente de la concentración de oxígeno disuelto en el agua hasta cierto límite (Le

Moullac *et al.* 2007; Pörtner y Grieshaber 1993). La mayoría de los moluscos acuáticos enfrentan períodos de baja concentración de oxígeno y en general presentan alta tolerancia a los mismos, ya que cuentan con un desarrollado metabolismo anaeróbico que les permite suplir sus requerimientos energéticos básicos por periodos prolongados de tiempo (Hochachka y Sommero 2002; Pörtner y Grieshaber 1993). Para ambos casos se determinan puntos críticos que hacen referencia o bien a las concentraciones a las cuales los reguladores pierden su capacidad de mantener su tasa de consumo constante y pasan a ser conformadores obligados, o bien a la concentración de oxígeno en la que se establece la tasa mínima de consumo posible para la especie. En los conformadores estrictos la concentración crítica puede encontrarse antes de llegar a la tasa mínima de consumo y la evaluación de la misma debe hacerse evaluando la funcionalidad de los individuos a las diferentes concentraciones evaluadas (Le Moullac *et al.* 2007; Hochachka y Sommero 2002; Pörtner y Grieshaber 1993). La reducción de la actividad alimentaria y del consumo de oxígeno son respuestas comúnmente observadas en los bivalvos sometidos a hipoxia. Existen algunas discrepancias en cuanto al comportamiento respiratorio de *C. fluminea* en función de la concentración de oxígeno ambiental. McMahon (1979), la caracteriza como una especie conformadora, mientras Tran *et al.* (2000) la describe como reguladora de su consumo de oxígeno. A su vez Belanger (1991) la describe como una especie capaz de mantenerse a través del metabolismo anaerobio cuando las concentraciones de oxígeno disuelto son muy bajas.

En este contexto cabe destacar que el embalse San Roque se describe como un cuerpo de agua monomítico, es decir caracterizado por un periodo de mezcla definido durante los meses fríos y por un periodo de estratificación que abarca los meses de verano, alcanzando temperaturas superficiales medias de 27 °C. Dicha dinámica de estratificación térmica es uno de los factores de relevancia que acompaña a la variación en la composición de oxígeno. Durante los meses de verano, cuando el embalse sufre estratificación, al no haber mezcla del agua, los niveles de oxígeno disminuyen alcanzando valores que van de 4 mg.l⁻¹ en superficie, hasta valores menores a 1 mg.l⁻¹ en el fondo.

Entre el listado de factores que parecen diferenciar el ambiente del embalse con el de los ríos serranos, se encuentran la velocidad del flujo de agua (prácticamente inexistente en el embalse), la concentración de oxígeno, que puede llegar a valores muy bajos durante los meses de verano en el embalse (~ 1 mg.l⁻¹) en contraposición con los ríos que mantienen altas concentraciones durante todo el año (~ 8 mg.l⁻¹). Asimismo la temperatura promedio de verano, la cual tiene una variación entre ambos (~ 2-4 °C, mayor en el embalse) y el tipo de sustrato, que va de rocoso a fino desde la parte alta hasta la parte baja de la cuenca, mientras que el embalse presenta una costa arenosa hacia el sur, y una costa más limosa hacia el norte (Reyna *et al.* 2013; INA-CIRSA 2009; Hued y Bistoni 2005; Bustamante *et al.* 2004; Wunderlin *et al.* 2001). Teniendo en cuenta los parámetros mencionados anteriormente, y a pesar de no contar con información relacionada a *C. largillerti*, es posible inferir que la distribución discontinua de *C. largillerti* en la cuenca del Río Suquía, podría estar influida por alguno de estos factores o por la combinación de los mismos.

HIPÓTESIS GENERAL

Las limitantes fisiológicas y comportamentales de *Corbicula largillierti* a la temperatura, granulometría del sustrato y concentración de oxígeno, determinan su distribución discontinua en la cuenca del Río Suquía.

PREDICCIONES

1. *C. largillierti* tendrá una tasa metabólica mayor a mayores temperaturas.
2. *C. largillierti* presentará una preferencia por sustratos de mayor granulometría (correspondientes al ambiente más típico de los ríos).
3. La concentración crítica de oxígeno en *C. largillierti* será mayor que los niveles mínimos de oxígeno presentes en el embalse.
4. El incremento de la temperatura afectará negativamente la capacidad de enterramiento de *C. largillierti* en todas las granulometrías.
5. *C. largillierti* mostrará un menor potencial invasor que *C. fluminea* debido a que tolerará rangos más limitados de temperatura, concentración de oxígeno y será selectiva con el tipo de sustrato.

OBJETIVO GENERAL

Determinar respuestas fisiológicas y comportamentales ante variaciones ambientales y su influencia en la distribución y potencial invasor de *Corbicula largillierti*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Evaluar la respuesta metabólica de *C. largillierti* frente a un incremento de temperatura.
2. Evaluar la tasa de enterramiento de *C. largillierti* en sustratos de diferente granulometría frente a un incremento de temperatura.
3. Determinar la concentración crítica de oxígeno de *C. largillierti*.
4. Comparar el potencial invasor de *C. largillierti* con respecto a *C. fluminea* en función de los resultados obtenidos en los objetivos anteriores y los datos bibliográficos disponibles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La cuenca del Río Suquía (Fig. 3) localizada en el centro de la provincia de Córdoba (Argentina) es un área de especial interés, por su importancia desde el punto de vista hídrico, ya que la misma provee de agua a las grandes urbes de la región, y desde el punto de vista ecológico ya que es un afluente significativo de la laguna Mar Chiquita, uno de los lagos salados más grandes del mundo. Conjuntamente con el Río Dulce, constituyen uno de los humedales más importantes de Argentina y de la ecorregión del chaco en términos de biodiversidad, por lo que han sido designados sitios Ramsar (Rodríguez, 2004).

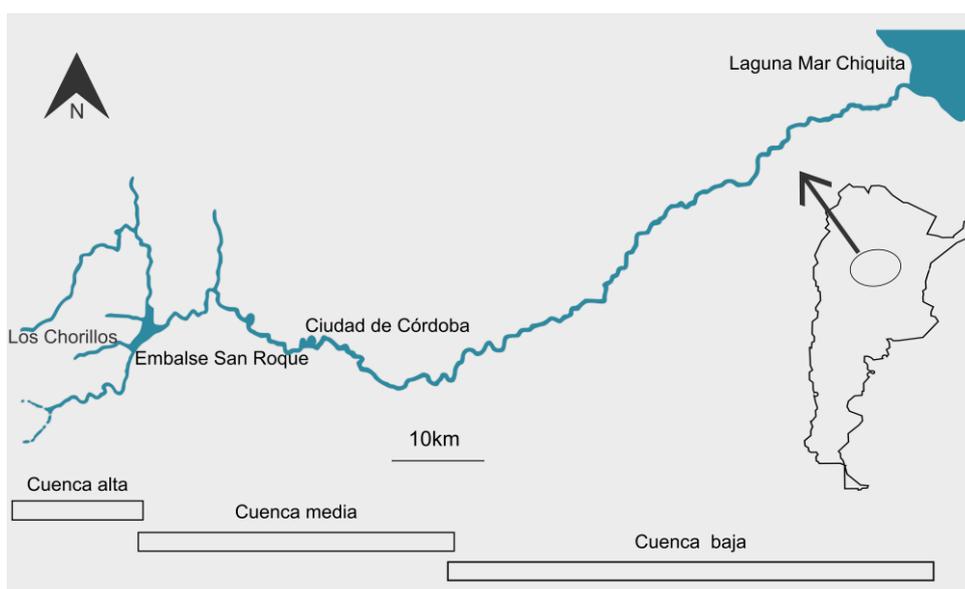


Figura 3. Mapa de la cuenca del Río Suquía, Argentina: arroyo los Chorrillos (área de muestreo), laguna Mar Chiquita (sitio Ramsar), embalse San Roque (ausencia de *C.largillerti*).

El río Suquía fluye a través de la región semiárida en la Provincia de Córdoba, siendo el área total de la cuenca de aproximadamente 7.700 Km², de los cuales 900 Km² corresponden a la ciudad de Córdoba (Vázquez *et al.* 1979). Aunque el río comienza en el embalse San Roque, su cuenca alta alcanza la zona montañosa denominada Sierras Grandes, con los ríos Cosquín y San Antonio y los arroyos Los Chorrillos y Las Mojarras, que constituyen los afluentes del embalse. El embalse San Roque abastece de agua a la ciudad de Córdoba, y también es una importante área recreacional, lo que ha aumentado la urbanización alrededor del mismo. La parte media de la cuenca comienza en el embalse San Roque y fluye a través de la ciudad de Córdoba, desembocando en la parte baja de la cuenca, la cual comienza aproximadamente en el borde este de la ciudad de Córdoba y finaliza en la laguna Mar Chiquita. La cabecera de la cuenca se caracteriza por un sustrato rocoso, con una pendiente alta y aguas de corrientes rápidas con escasa cobertura de macrófitas. La sección media presenta un sustrato de grava alternado con

sustrato arenoso. La zona baja se caracteriza por una alta proporción de sustrato fino, las aguas son más lentas y el río se ensancha (Hued y Bistoni 2005).

Recolección de individuos y aclimatación

Para el desarrollo de los experimentos que se detallarán más adelante individuos de diferentes tallas de *C. largillierti* fueron recolectados del Arroyo Los Chorrillos, ubicado entre la localidad de Cabalango y la ciudad de Villa Carlos Paz en el mes de diciembre de 2017. Al mismo tiempo se recolectaron individuos de *C. fluminea* del embalse San Roque, aunque por la época del año y las dificultades que representa el muestreo en el mismo sólo se obtuvieron 3 ejemplares vivos y en buenas condiciones. Inmediatamente después de su recolección todos los individuos fueron trasladados cuidadosamente al acuario de la FCEFYN (UNC), donde fueron colocados en peceras de 50 l (n=60 individuos por recipiente) con agua filtrada y de clorada (filtro de sedimento (0,2 µm) + filtro de carbón activado). Los individuos fueron aclimatados a las condiciones del acuario, donde se mantuvieron a una temperatura constante y controlada de 20 °C, con aireación permanente, un ciclo de 12:12 h luz-oscuridad, asimismo se renovó cada 3 días la mitad del agua y se proveyó de alimento (alimento para peces “Tetra Min” + chlorella liofilizada, ambos pulverizados). Los individuos destinados a ser utilizados para medir el metabolismo en función de la concentración de oxígeno (18 de *C. largillierti* y 3 de *C. fluminea*) fueron aclimatados a 24 °C y mantenidos en las mismas condiciones de sedimento, calidad de agua, alimento y ciclo de luz/oscuridad que el resto. En cada cambio de agua se realizaron controles de los niveles de amonio y nitrato con test comerciales (Tetra NH₃/NH₄⁺ y Tetra NO₃⁻) que siempre se encontraron en valores aceptables (por debajo de los límites usualmente considerados para peces).

Recolección y tratamiento de sedimentos

Se tomó sedimento del arroyo Los Chorrillos para mantenimiento de los individuos y también para los experimentos de granulometría. El sedimento que se utilizó para mantenimiento fue colocado en las peceras sin ningún tipo de tratamiento. El sedimento utilizado en los experimentos fue muflado por 5 h a 450 °C (para eliminar cualquier resto de materia orgánica) y posteriormente pasado por una serie de tamices con el fin de obtener la siguiente serie de granulometrías: gruesa (entre 0,5 - 1 cm), entrefina (entre 0,2 - 0,5 cm), fina (entre 0,1 - 0,2 cm) y muy Fina (< 0,1 cm).

Diseño experimental para el estudio del efecto de la temperatura y la granulometría del sustrato

Los individuos de *C. largillierti* fueron colocados en dos peceras en las mismas condiciones antes descritas en el periodo de aclimatación (n=60 por pecera). Cada pecera correspondió a un tratamiento de temperatura diferente, elegidas en función de la variación de temperaturas de verano entre los ríos y el embalse (T1=20 °C; T2=30 °C).

Luego de las 2 semanas de aclimatación a 20 °C, a partir de la tercera semana se comenzó a incrementar gradualmente la temperatura (1-2 °C por día) de la pecera correspondiente al tratamiento de 30 °C, mientras la otra pecera se mantuvo a 20 °C. A partir de la cuarta semana los individuos se mantuvieron a 20 °C y 30 °C respectivamente durante 2 meses. Se evaluó el metabolismo y el comportamiento de enterramiento de ambos grupos al finalizar las dos semanas de aclimatación, y a las 4 y 8 semanas de exposición a las diferentes temperaturas.

Evaluación de la tasa metabólica

La tasa metabólica fue medida en función del oxígeno consumido por hora por gramo de masa seca estimada ($\text{mg O}_2 \text{ g ms}^{-1} \text{ h}^{-1}$). El día anterior a comenzar el procedimiento de medición los individuos ($n=20$ individuos elegidos aleatoriamente por temperatura) fueron colocados en una pecera con agua filtrada a la temperatura específica de cada tratamiento, sin sedimento ni alimento, para poder así evaluar la tasa metabólica basal de los individuos (en ausencia de cualquier actividad específica) y mantener el agua de la medición limpia, a fin de disminuir la respiración de otros microorganismos que pudieran estar presentes en sedimento, alimento o heces y se los mantuvo en dichas condiciones por 24 h. Durante la medición los individuos fueron colocados en cámaras individuales de 60 ml, las cuales fueron cerradas herméticamente durante 1h. Paralelamente se mantuvieron en cada pecera, tres mediciones control (cámaras vacías) que sirvieron para descontar las variaciones de oxígeno producidas por posibles microorganismos presentes. La concentración de oxígeno de cada muestra de agua de 20 ml tomada de las cámaras fue determinada mediante el método espectrofotométrico de Winkler siguiendo la metodología de Labasque *et al.* (2004) corregida por Torre *et al* (2012). La diferencia entre la concentración de oxígeno entre la cámara experimental y el promedio de las cámaras control determina cuánto oxígeno consume cada individuo. Al finalizar cada medición los individuos fueron pesados y medidos y devueltos a las peceras de tratamiento por temperatura. La masa seca fue estimada a partir de relaciones biométricas calculadas en experimentos anteriores.

$$\text{Peso seco estimado (g)} = 0,0019e^{0,02008 \cdot \text{longitud valvar (mm)}}$$

A partir de las tasas respiratorias obtenidas en cada temperatura, se calculó el cociente de temperatura Q_{10} que es la medida de la tasa de variación de sistemas químicos o biológicos como consecuencia del incremento de 10 °C de la temperatura.

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{10/(T_2 - T_1)}$$

Donde en este caso en particular R es la tasa metabólica en la temperatura (T) 1 y 2 (20 y 30 °C respectivamente). En sistemas biológicos si el valor del Q_{10} se encuentra entre 2 y 3 significa que el sistema está siendo evaluado dentro del rango normal de temperatura para dicho sistema. Si el Q_{10} en cambio está por debajo de 2 implica que el sistema no se encuentra dentro de su rango de temperatura normal y cuanto más

pequeño sea ese valor, mayor será el daño que esa diferencia de temperatura ocasionará al sistema (Hochachka y Somero 2002).

Evaluación del comportamiento de enterramiento por temperatura y granulometría

En 2 peceras de 50 l con agua filtrada a 20 o 30 °C según correspondiera el tratamiento, se colocaron recipientes de 250 ml, cada uno relleno con un tipo de sustrato (grueso, entrefino, fino, muy fino). Los individuos fueron aleatoriamente colocados sobre alguna de las 4 granulometrías. A partir del momento en que fueron colocados en el centro de cada recipiente se registró durante media hora los tiempos a los que ocurrieron los diferentes eventos implicados en el enterramiento: (1) abrir las valvas y sacar el pie, (2) inicio del enterramiento propiamente dicho y (3) finalización del enterramiento en caso de que los individuos desaparecieran por completo de la superficie. En el caso de los individuos que no se enterraron completamente se registró el porcentaje de enterramiento (Fig. 4). Una vez finalizadas las mediciones, se midieron y pesaron los individuos.

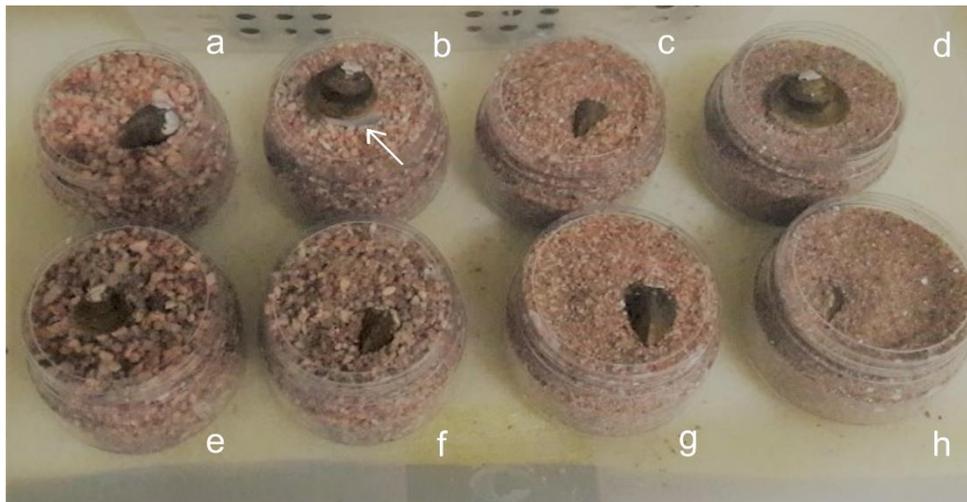


Figura 4. Experimento de enterramiento. Granulometría gruesa a muy fina (izquierda a derecha). En la imagen se puede observar los distintos eventos del comportamiento de enterramiento: individuos sacando el pie (b; d). (La flecha indica el pie del individuo). Individuos enterrándose (a; c; f; g). Individuo casi enterrado completamente (h). Individuo no enterrado (e).

Con estos valores se calcularon luego los siguientes parámetros:

1- Tiempo de latencia (TL): periodo comprendido entre el momento que son colocados sobre el sedimento y abren las valvas y sacan el pie para comenzar a percibir el ambiente.

2- Tiempo de activación (TA): periodo de tiempo comprendido entre el momento en que los individuos sacan el pie por primera vez para percibir el sedimento y el momento en que comienzan a enterrarse activamente.

3- Tiempo o velocidad de enterramiento (TE) tiempo necesario para enterrarse completamente.

Por último, se calculó a partir del TE el índice de tasa de enterramiento (ITE) a partir de la ecuación de Stanley (1970), modificada por Alexander *et al.* (1993).

$$ITE = \frac{Masa\ del\ individuo\ (g)^{0,33}}{Tiempo\ de\ enterramiento\ (s)} * 10^4$$

El ITE normaliza la velocidad de enterramiento en función del tamaño de los individuos, ya que individuos de mayor tamaño tardan proporcionalmente más tiempo en enterrarse que los pequeños. De esta manera el ITE sirve para comparar si existen diferencias entre tallas de individuos, más allá del tamaño *per se* y es útil además para hacer comparaciones interespecíficas. En cada medición se analizaron en total 120 individuos (n=60 individuos por temperatura, n=15 individuos por tipo de sustrato analizado).

Determinación de los requerimientos mínimos de oxígeno

Luego del periodo de aclimatación se evaluó el consumo de oxígeno en función de la concentración de oxígeno ambiental en 18 individuos de *C. largillerti* y 3 de *C. fluminea*. Para la realización de dicha medición se colocó a los individuos en cámaras abiertas de 30 ml, con agua filtrada y a una temperatura de 24 °C (temperatura de aclimatación) y se los aclimató a estas cámaras durante 24 h previas a la medición. Durante la medición las cámaras fueron cerradas herméticamente y se registró de manera continua el consumo de oxígeno total (tasa de respiración), desde 100 a 0 % de saturación, con un oxímetro de fibra óptica de cuatro canales (Oxy-4 mini -PreSens-Precisión Sensing GmbH-Regensburg, Alemania) (Fig. 5). La tasa metabólica se determinó por diferencia con una cámara control (sin individuo).



Figura 5. Experimento de requerimiento de oxígeno. Pecera a temperatura controlada con las cámaras en su interior, en las cuales se colocaron los individuos y se midió su consumo.

Análisis de datos

Para todos los análisis paramétricos que se realizaron, se analizó gráficamente la homogeneidad de varianza de los datos utilizando *box-plot* e histogramas de distribución respectivamente. Se aplicó una transformación logarítmica ($\text{Log}_{10}(x+1)$) al fin de normalizar aquellas variables cuya distribución no fue normal (tasa metabólica, TL, TA, ITE y TE).

Para analizar las diferencias en la tasa metabólica, TL y TA, a las dos temperaturas estudiadas en los diferentes tiempos de exposición se realizó un análisis de la covarianza (ANCOVA) tomando como variable regresora a la masa seca estimada de los individuos por estar altamente correlacionada con ambas variables. En caso de encontrar diferencias significativas ($p < 0,05$), estas fueron analizadas con el *test a posteriori* de Tukey. Adicionalmente se analizó la relación entre las medias del TL en función de las medias de la tasa metabólica para todas las temperaturas y tiempos de exposición con un análisis de regresión lineal de las variables transformadas ($\text{Log}_{10}(x+1)$).

Para analizar las diferencias en el TA en función de la granulometría, se realizó un ANCOVA entre granulometrías con la masa seca como variable regresora para cada temperatura y tiempo de exposición.

Para analizar el grado de enterramiento los datos fueron categorizados en tres clases: (a) enterrados completamente, (b) enterrados parcialmente (cuando los individuos comenzaron a enterrarse pero no terminaron de hacerlo luego de los 30 min de observación) y (c) no enterrados (aquellos individuos que ni siquiera comenzaron a enterrarse). Las categorías fueron analizadas entre las diferentes granulometrías para cada temperatura y tiempo de exposición.

El ITE fue analizado con un ANCOVA entre granulometrías de todos los valores en conjunto y posteriormente particionado por temperaturas y tiempos de exposición. En caso de encontrar diferencias significativas ($p < 0,05$) estas fueron analizadas con el *test a posteriori* de Tukey. Para analizar la capacidad o preferencia de *C. largillierti* para enterrarse en las diferentes granulometrías se realizó la curva de perfil de enterramiento a partir de los valores normalizados del ITE (igualando al valor medio más alto obtenido a 100) en función de las medias de cada granulometría. Siguiendo la metodología de Alexander *et al.* (1993), se puede determinar si un organismo es **generalista** (capaz de enterrarse por igual en cualquier granulometría), **sensible** (cuando su óptimo de enterramiento se encuentra confinado a un determinado rango de granulometrías) o **selectivo** (cuando únicamente son capaces de enterrarse en una granulometría determinada). Para determinar esto se estudia el grado de curtosis de la curva del perfil de enterramiento. Si el valor de curtosis es igual o cercano a cero implica que la distribución de la curva es normal, o mesocúrtica y que los individuos son sensibles al sedimento. Si los valores son positivos y más cercanos a tres, la curva es leptocúrtica y los individuos son selectivos. Finalmente, si los valores de

curtosis son negativos y más cercanos a -3 la curva es platicúrtica y los individuos son considerados generalistas.

Para determinar la relación específica entre TE e ITE en función del tamaño de los individuos comparando entre granulometrías se realizaron regresiones lineales de ambas variables transformadas ($\text{Log}_{10}(x+1)$) en función de la longitud valvar para las granulometrías entrefina, fina y muy fina. Ya que el TE y el ITE son calculados exclusivamente para los individuos enterrados completamente, la granulometría gruesa fue excluida de este análisis por el escaso número de individuos que lograron enterrarse completamente en esta granulometría.

Para analizar el comportamiento de consumo de oxígeno en función de la concentración de oxígeno ambiental se realizó en primer lugar un análisis gráfico donde se superpusieron a la curva de respuesta observada, la curva correspondiente de un regulador ideal (recta constante al partir de valor de consumo obtenido a las mayores concentraciones de oxígeno evaluada) y de un conformador ideal (recta que va desde el valor obtenido a la máxima concentración de oxígeno evaluada hasta el punto (0:0)). La proximidad de la curva obtenida respecto a las dos curvas ideales permite evaluar el tipo de comportamiento preponderante en cada tramo de la curva. Los puntos de inflexión que la curva observada pudiere presentar, se consideran puntos de cambio de comportamiento (regulador > conformador o viceversa), y también puntos críticos, en los cuales a dicha concentración de oxígeno ambiental la tasa de consumo es la mínima posible para la supervivencia del organismo estudiado. Para evaluar la precisión de los puntos encontrados de manera gráfica, se realizó el cálculo de pendientes superpuestas en tramos de a 10 puntos de concentración (100-90; 95-85; 90-80; y así hasta 0) de las curvas de consumo, para encontrar el punto en el que las pendientes de las curvas cambian significativamente. Las pendientes similares fueron agrupadas y las diferencias significativas entre grupos de pendientes se analizaron con un análisis de la varianza (ANOVA) y las diferencias significativas ($p < 0,05$) se analizaron mediante un test *a posteriori* de Tukey. Bajas pendientes (cerca a cero) implican independencia del consumo a la concentración ambiental y por lo tanto indican un comportamiento regulador mientras que pendientes mayores implican una dependencia del consumo a la concentración ambiental y por lo tanto indicarían un comportamiento conformador. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en *Infostat* (Di Rienzo *et al.* 2008)

RESULTADOS

Efecto de la temperatura sobre la tasa metabólica de Corbicula largillierti

A partir de un aumento de 10 °C (luego de 8 semanas de exposición) se observó un incremento significativo de la tasa metabólica de los individuos expuestos a 30 °C respecto de los expuestos a 20°C (ANCOVA, $F= 10,49$; $p<0,0001$; covariable, $\text{Coef} = -0,38$; $p <0,0001$) (Fig. 6.a). Dicho incremento fue de 25 a 80% generando un valor de Q_{10} de 0,8 y 0,54 para 4 y 8 semanas de exposición respectivamente. Esto afectó de manera evidente a los individuos de *C. largillierti* no sólo en aspectos comportamentales (que se detallarán más adelante) sino también en su tasa de mortalidad. (Fig. 6.b).

La tasa metabólica de ambos grupos (20 y 30 °C) fue significativamente menor a la registrada al principio del experimento, lo cual sugiere que el periodo de aclimatación escogido a partir de la bibliografía consultada fue menor que lo requerido por los individuos.

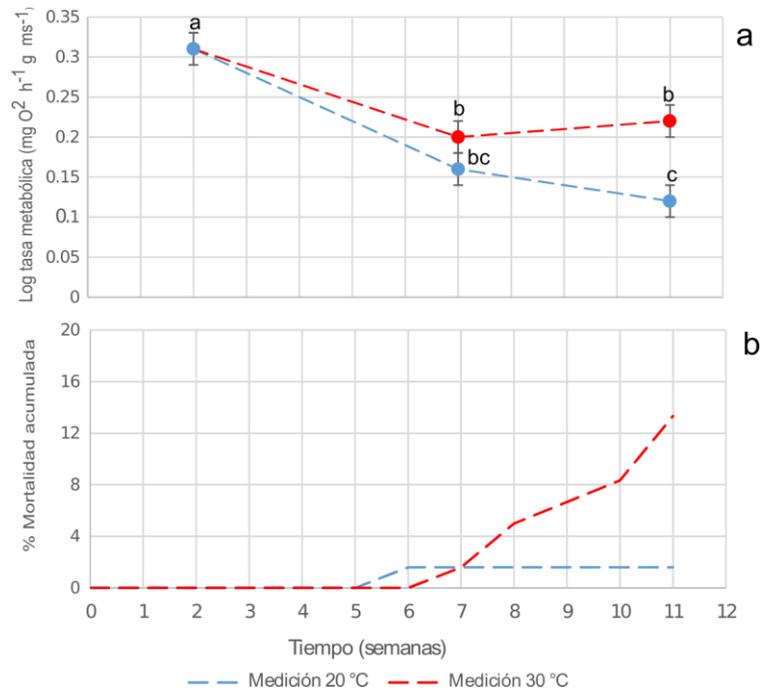


Figura 6. (a) Tasa metabólica aeróbica (mg O₂ g ms⁻¹ h⁻¹) corregida por la masa seca de los individuos de *Corbicula largillierti*, en función del tiempo de exposición a 20 y 30 °C de temperatura (puntos azules y rojos respectivamente). Diferentes letras indican diferencias significativas ($p<0,05$) entre mediciones. (b) Mortalidad acumulada de los individuos de *C. largillierti* en función del tiempo de exposición en semanas a 20 y 30 °C de temperatura (línea azul y roja respectivamente).

Efecto de la temperatura y la granulometría del sustrato en aspectos comportamentales de enterramiento de Corbicula largillierti

Se observaron diferencias significativas en cuanto al TL, entre la medición inicial (semana 2) y las diferentes mediciones posteriores (semanas 4 y 8 de exposición) (ANCOVA, $F=3,07$; $p=0,017$; Covariable, $\text{Coef}= 0,32$, $p=0,0029$), lo que, como en el punto

anterior podría denotar que el tiempo de aclimatación a condiciones de acuario de esta especie sería mayor a dos semanas (Fig. 7.a). Sin embargo, se observó que el tiempo de latencia es mayor en los individuos expuestos a 30 °C y que existió una relación directamente proporcional de este parámetro con respecto a la respuesta metabólica (Regresión Lineal, $R^2=1$, $p<0,0001$) (Fig. 7.b). La relación positiva entre la respuesta comportamental y la tasa metabólica indicaría, que en aquellos individuos con tasas metabólicas más altas (larga exposición a 30 °C) el tiempo de latencia sería más prolongado.

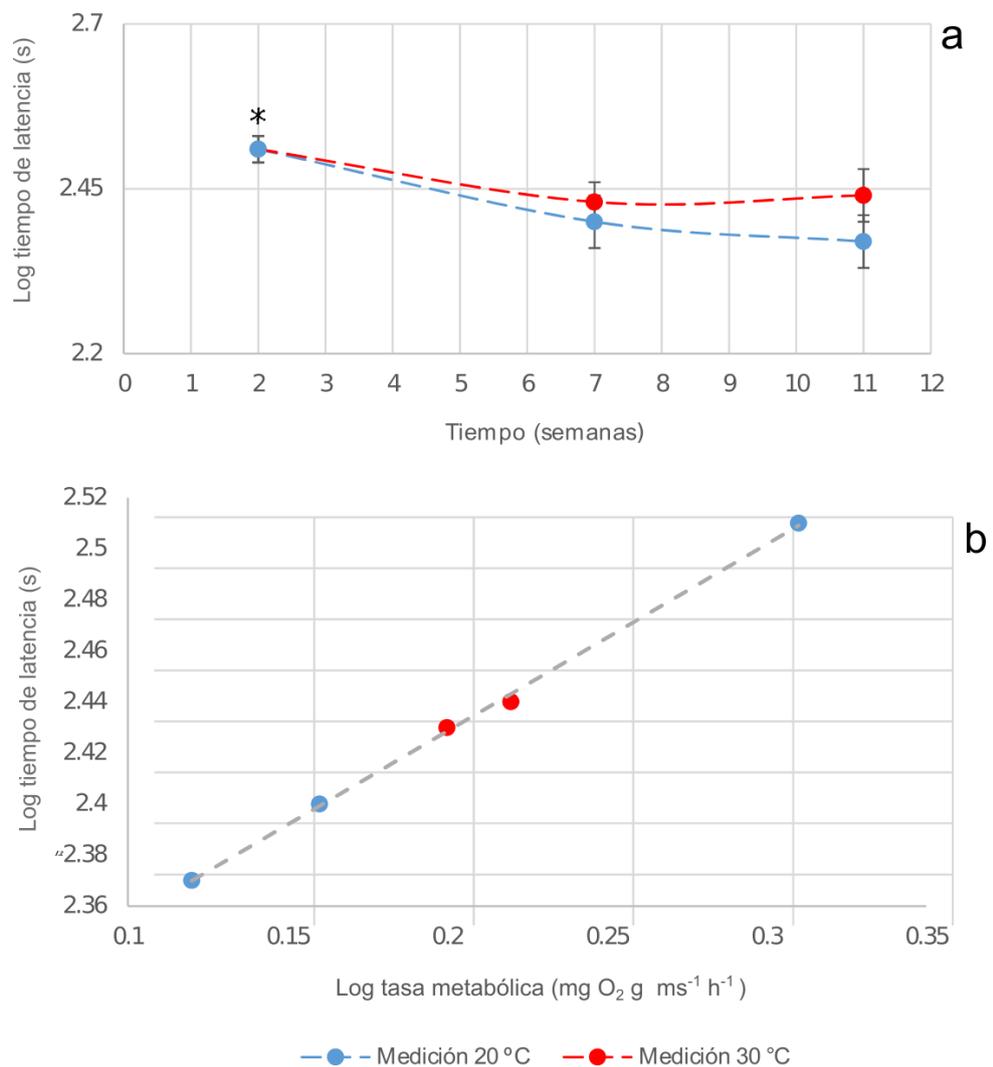


Figura 7. (a) Log_{10} del tiempo de latencia corregida por la masa seca de los individuos de *Corbicula largillierti* en función del tiempo de exposición, a 20 y 30 °C de temperatura. * Indica diferencia significativa ($p<0,05$). (b) Regresión del Log_{10} del tiempo de latencia en función del Log_{10} de la tasa metabólica de las diferentes mediciones ($R^2 = 1$; $p<0,0001$). Puntos azules y rojos corresponden a mediciones a 20 y 30 °C respectivamente.

No se observaron diferencias significativas en TA por tipo de sustrato en las diferentes mediciones realizadas, a excepción de la exposición a largo plazo (8 semanas) a 30 °C, donde el TA fue mucho más prolongado en aquellos individuos situados sobre sedimentos más gruesos que aquellos situados sobre sedimentos más finos (ANCOVA; $F=5,73$; $p=0,002$; Covariable, $Coef=1,35$, $p<0,0001$) (Fig. 8).

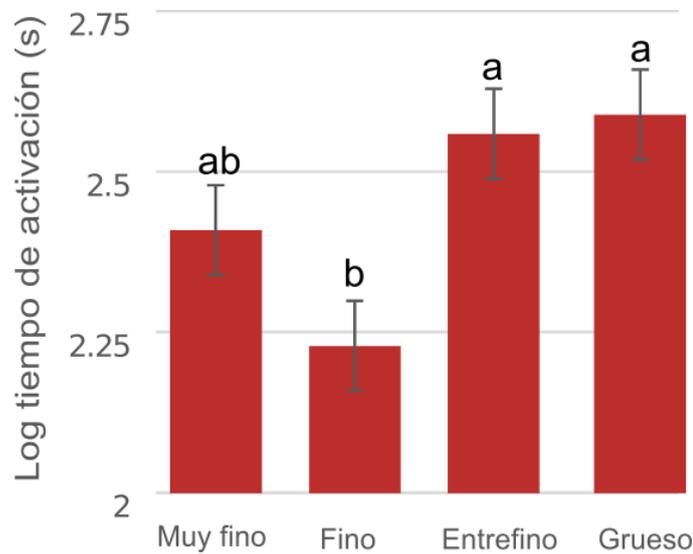


Figura 8. \log_{10} del tiempo de activación corregida por la masa seca, medida a distintas granulometrías (grueso, entrefino, fino, muy fino), en individuos de *Corbicula largillierti* expuestos a 30 °C durante 8 semanas. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p<0,05$).

Otro aspecto comportamental que se vio afectado por la exposición a temperaturas elevadas a largo plazo es el grado de enterramiento de los individuos en los diferentes sustratos. Analizando las proporciones de individuos clasificados en tres categorías como: no enterrados, enterrados parcialmente o completamente enterrados, se pudo observar que a 30 °C la proporción de individuos que no alcanzaron a enterrarse completamente fue significativamente mayor ($X^2=31,63$; $p<0,0001$). En particular esta diferencia fue significativa en los sustratos de granulometría intermedia, es decir fino y entrefino ($X^2=24,27$; $p=0,0005$ y $X^2=18,33$ $p=0,0054$ respectivamente) (Fig. 9).

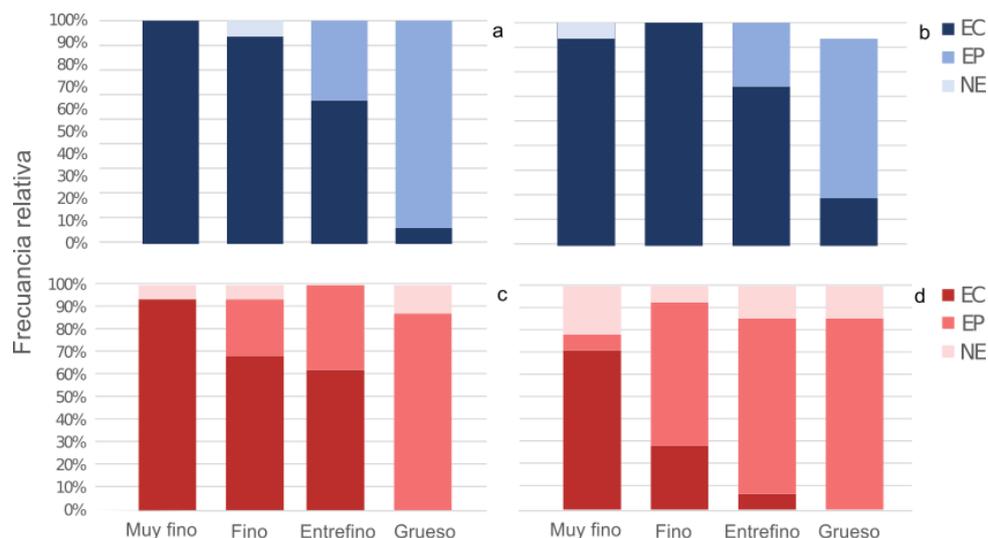


Figura 9. Frecuencia relativa de individuos de *Corbicula largillerti* no enterrados (NE), enterrados parcialmente (EP) y enterrados completamente (EC), en las distintas granulometrías de sustrato (muy fino, fino, entrefino, grueso). Mediciones a 20 °C en la semana 4 (a) y 8 (b) y a 30 °C en la semana 4 (c) y 8 (d).

En relación a la velocidad de enterramiento se observó que el ITE depende principalmente de la granulometría del sustrato (ANCOVA; $F= 100,12$; $p<0,0001$; Covariable, $\text{Coef}=-0,51$, $p<0,0001$), donde dicho parámetro (que es inversamente proporcional a la velocidad de enterramiento de los individuos) mostró para *C. largillerti*, que el tiempo de enterramiento fue mayor a mayor granulometría (Fig.10 a, b y c). Por otro lado, se observó un efecto negativo dado por la exposición a largo plazo (8 semanas) a 30 °C donde el efecto de la temperatura pareciera enmascarar las diferencias entre granulometrías, siendo la única condición donde no se observó el patrón antes descrito (ANCOVA; $F= 1,18$; $p= 0,3439$; Covariable, $\text{Coef}=-0,08$, $p=0,8342$) (Fig. 10.d). Sin embargo, al comparar los valores de ITE de las diferentes mediciones (20 y 30 °C), no se observaron diferencias significativas por sustrato entre temperaturas con lo cual en adelante, para profundizar el análisis de la importancia de la granulometría en el comportamiento de enterramiento de *C. largillerti* los datos de las diferentes mediciones fueron agrupados y considerados en conjunto.

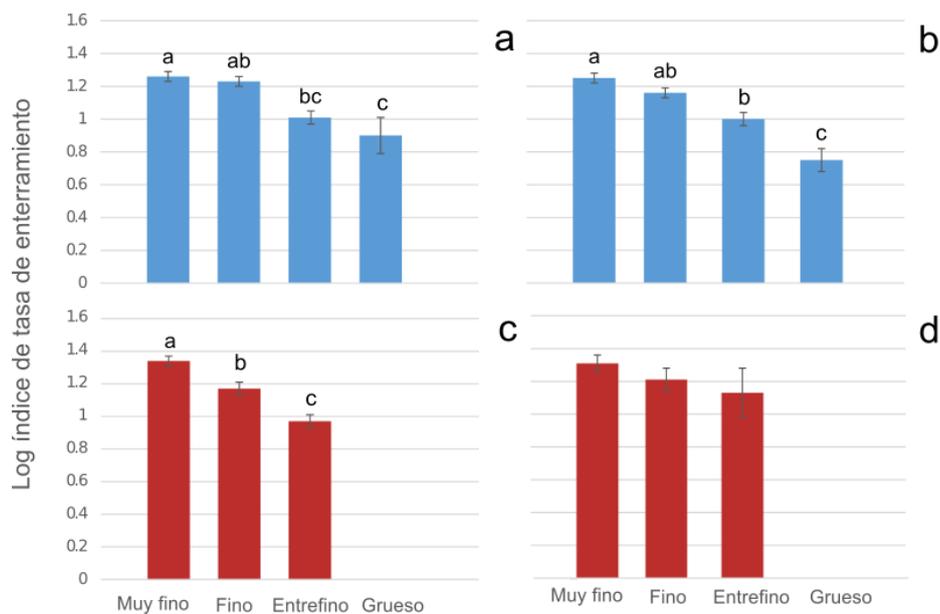


Figura 10. Log ITE (Índice de Tasa de enterramiento) corregida por el peso seco de los individuos de *Corbicula largillierti*, en función de las distintas granulometrías (Grueso, Entrefino, Fino, Muy fino), para las mediciones a 20 °C en la semana 4 (a) y 8 (b) y a 30 °C en la semana 4(c) y 8(d). Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

A partir de los valores normalizados de ITE se analizó el perfil de enterramiento de *C. largillierti*, obteniendo una curva platicúrtica con un valor de curtosis negativo ($K = -2,04$) que lo categoriza como un bivalvo generalista en términos de selección de sustrato (Fig. 11)

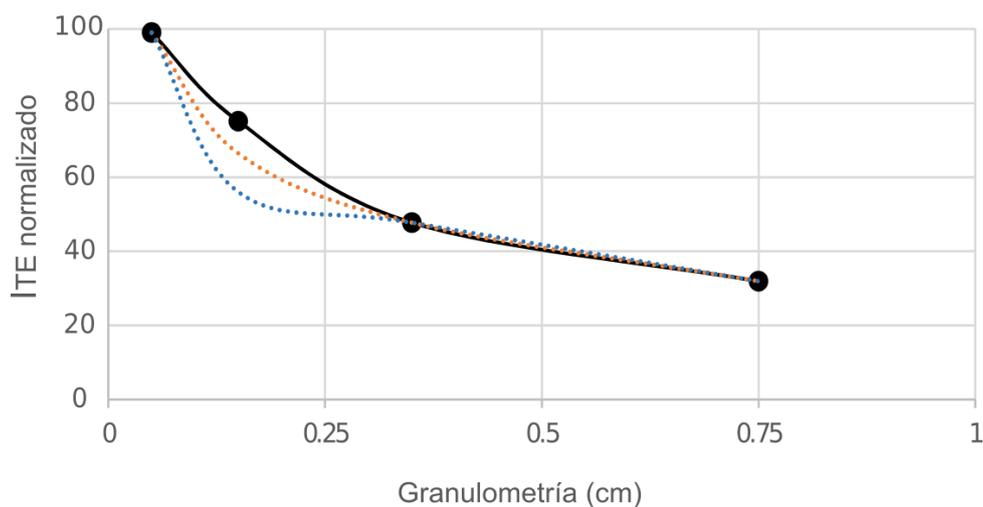


Figura 11. Perfil de enterramiento de *Corbicula largillierti*, ITE normalizado en función de las diferentes granulometrías evaluadas: muy fina (<0,1 mm), fina (0,1-0,2 mm), entrefina (0,2-0,5 mm) y gruesa (0,5-1 mm). En naranja y azul se muestran curvas hipotéticas de un perfil sensible y especialista, respectivamente.

Finalmente se observó que la velocidad de enterramiento de *C. largillerti* se encontraría afectada no sólo por los anteriores factores mencionados sino también por el tamaño de los individuos, encontrándose una relación directa y significativa de los mismos con el tiempo de enterramiento, para todo el rango de granulometrías evaluadas (Fig. 12; Tabla 1). Dicha relación es esperada, ya que individuos más grandes necesitan más tiempo de enterramiento, debido a una mayor superficie corporal. Por esto (y a diferencia de lo analizado por otros autores) se evaluó complementariamente el ITE (parámetro que integra tiempo de enterramiento y masa del individuo) en función de la longitud valvar. Se observó una relación inversa que es baja pero significativa en cuanto al ITE y la longitud valvar en las granulometrías más finas (Fig. 13; Tabla 2).

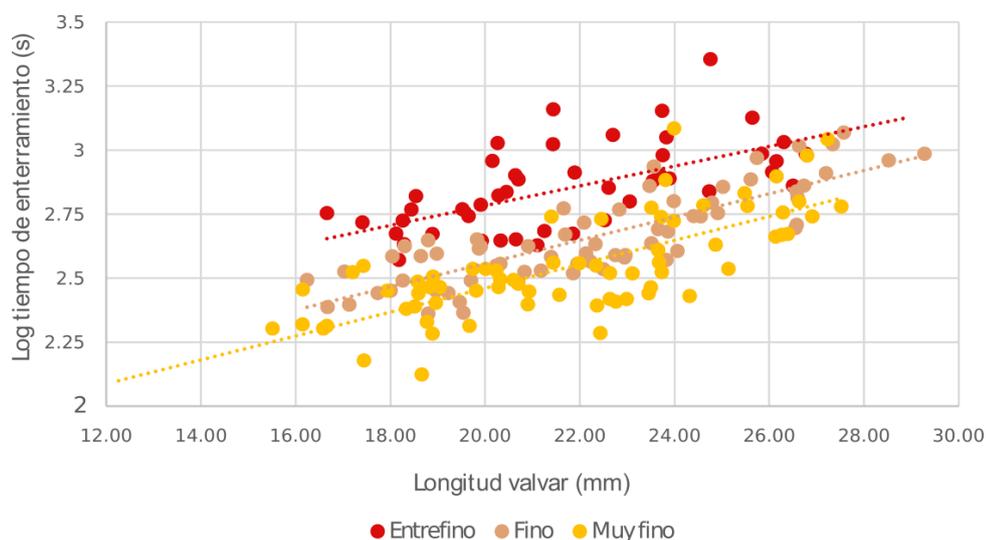


Figura 12. Regresión lineal entre longitud valvar y Log tiempo de enterramiento de *Corbicula largillerti* en las diferentes granulometrías seleccionadas.

Tabla 1. Valores de R^2 de la regresión entre el tamaño (longitud valvar) y el Log del tiempo de enterramiento en *Corbicula largillerti*.

Granulometría	Tamaño Sustrato (cm)	Log tiempo de enterramiento (s) vs Long valvar (mm)	R^2	n	p
Muy fino	< 0,1	$T=1,53 + 0,05L$	0,58	71	<0,001
Fino	0,1 - 0,2	$T=1,65 + 0,05L$	0,70	66	<0,0001
Entrefino	0,2 - 0,5	$T=2,01 + 0,04L$	0,35	47	<0,0001
Grueso	0,5 - 1		sd*		

*Sin dato (sd) escaso número de individuos se enterraron completamente.

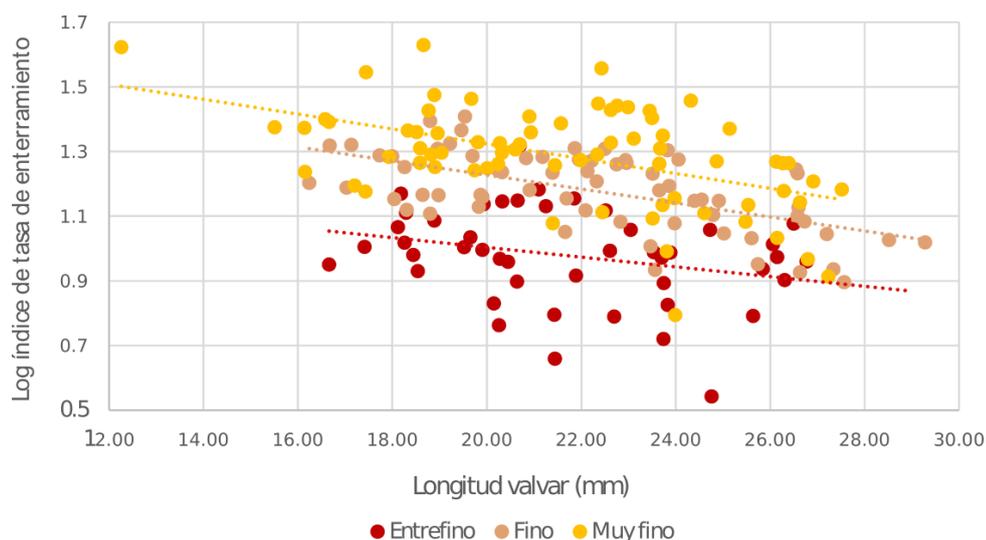


Figura 13. Regresión lineal entre longitud valvar (mm) e índice de tasa de enterramiento (ITE) de *Corbicula largillierti* en las diferentes granulometrías seleccionadas.

Tabla 2: Valores de R^2 para regresión entre tamaño (longitud valvar) y el Log del ITE de *Corbicula largillierti*.

Granulometría	Tamaño Sustrato (cm)	Log ITE vs Long Valvar (mm)	R^2	n	p
Muy fino	< 0,1	$T=1,78 - 0,02L$	0,25	71	<0,0001
Fino	0,1 - 0,2	$T=1,66 - 0,02L$	0,35	66	<0,0001
Entrefino	0,2 - 0,5	$T=1,30 - 0,01L$	0,07	47	0,0633
Grueso	0,5 - 1		sd*		

* Sin dato (sd) escaso número de individuos se enterraron completamente

Determinación de los requerimientos mínimos de oxígeno

Se observó en *C. largillierti*, un patrón de consumo característico de un “conformador de consumo de oxígeno”, es decir que su consumo disminuye a medida que lo hace la concentración de oxígeno ambiental hasta una concentración límite de aproximadamente 4 mg.l⁻¹. A partir de esta concentración la tasa de consumo permaneció constante en un valor de alrededor de 0,4 mg O₂ gr ms⁻¹ h⁻¹, que sería el consumo mínimo para esta especie (Fig. 14.a). Analizando las pendientes parciales superpuestas de esta curva de consumo, se observó que dicho cambio de pendiente fue significativo (ANOVA; $F= 47,22$; $p<0,0001$) (Fig. 14.b), estableciendo 4 mg.l⁻¹ como la concentración crítica de oxígeno para esta especie.

Contrariamente *C. fluminea* mostró la respuesta típica de un “regulador del consumo de oxígeno” al mantener relativamente constante su tasa de consumo

alrededor de $0,8 \text{ mg O}_2 \text{ gr ms}^{-1} \text{ h}^{-1}$ hasta el primer valor crítico de concentración de oxígeno detectado que fue de $3,5 \text{ mg.l}^{-1}$. Luego de este primer punto crítico se observó un comportamiento más “conformador” disminuyendo su tasa de consumo hasta el próximo punto crítico de concentración de oxígeno de alrededor de $1,5 \text{ mg.l}^{-1}$, a partir de la cual mantiene una tasa mínima de consumo de aproximadamente $0,1 \text{ mg O}_2 \text{ gr ms}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Fig. 15.a). Analizando las pendientes parciales superpuestas de la curva de consumo se observó que estos cambios de pendiente (en $3,5$ y $1,5 \text{ mg.l}^{-1}$) fueron significativos (ANOVA; $F=9,54$; $p=0,0048$) (Fig. 15.b), de acuerdo a esto se pudo establecer que $1,5 \text{ mg.l}^{-1}$ de oxígeno corresponde a la concentración crítica para esta especie.

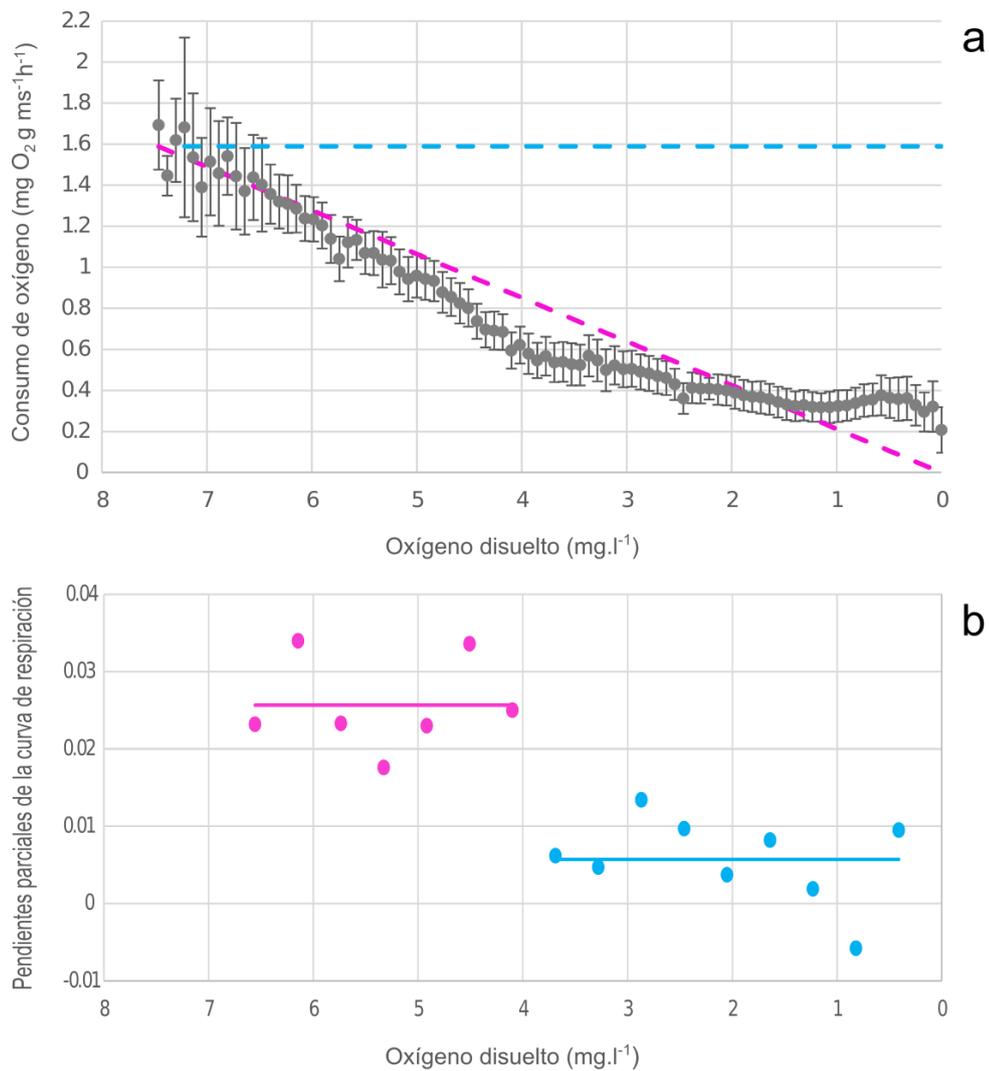


Figura 14. (a) Curva de consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ gr}^{-1} \text{ ms h}^{-1}$) en función de la concentración de oxígeno disuelto (mg.l^{-1}) de *Corbicula largillierti* (puntos grises (medias \pm error estándar)). Las líneas punteadas indican la respuesta de un regulador ideal (fucsia) y de un conformador ideal (turquesa). (b) Pendientes parciales superpuestas graficadas en función de los valores medios de concentración de oxígeno analizados. Las líneas indican la media de las pendientes. Pendientes altas típicas de un comportamiento conformador se marcan en fucsia, mientras que las pendientes bajas características de un regulador en turquesa.

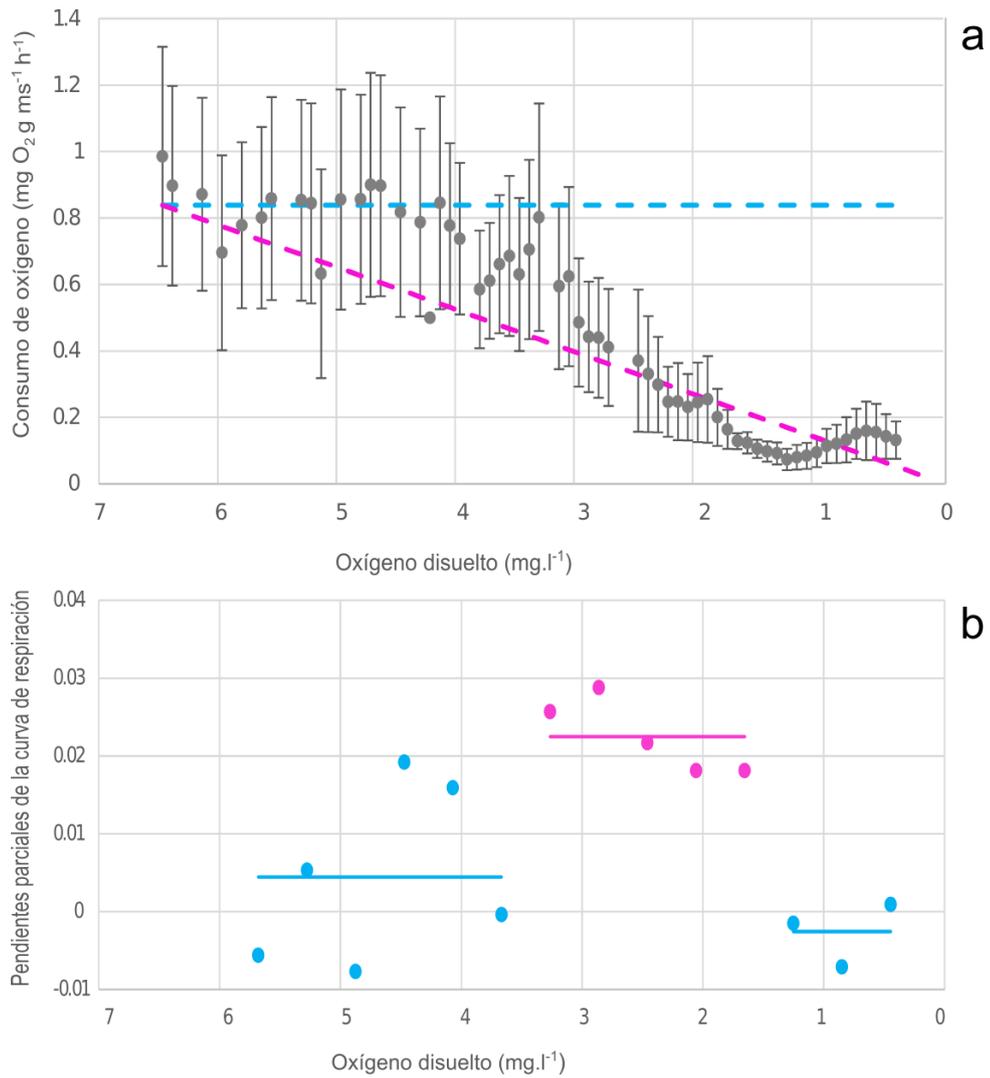


Figura 15. (a) Curva de consumo de oxígeno (mg O₂ gr⁻¹ ms h⁻¹) en función de la concentración de oxígeno disuelto (mg.l⁻¹) de *Corbicula fluminea* (puntos grises (medias ± error estándar)). Las líneas punteadas indican la respuesta de un regulador ideal (fucsia) y de un conformador ideal (turquesa). (b) Pendientes parciales superpuestas graficadas sobre su punto medio de concentración de oxígeno analizada. Las líneas indican la media de las pendientes. Pendientes altas típicas de un comportamiento conformador se marcan en fucsia, mientras que las pendientes bajas características de un regulador en turquesa.

DISCUSIÓN

Si bien las temperaturas estudiadas se encuentran dentro del rango ambiental en el que *Corbicula largillierti* se distribuye (Reyna *et al.* 2018, Gama *et al.* 2017), estos resultados muestran que una temperatura de 30 °C a largo plazo tiene efectos negativos sobre esta especie. En primer lugar los valores de Q_{10} observados son menores a 1 y decrecen con el tiempo de exposición, lo que sugiere que esta temperatura no sólo estaría fuera del rango fisiológico normal de *C. largillierti*, sino que además produciría daño del sistema estudiado (metabolismo aeróbico) (Hochachka y Somero 2002). Dicho daño se ve representado tanto en la tasa de mortalidad, como en los aspectos comportamentales que se estudiaron. Si bien no hay estudios previos en cuanto a la tolerancia de temperaturas de *C. largillierti*, se sabe que *C. fluminea* es capaz de tolerar temperaturas mayores a 40 °C por cortos periodos de tiempo, y de sobrevivir prolongadamente entre 30 y 35 °C (Cataldo, 2001), mostrando incluso un Q_{10} de tasa metabólica aeróbica entre 20 y 30 °C de 1,96. Lo anterior indica que a 30 °C aún se encuentra dentro de su rango normal de temperatura (McMahon, 1978). Estudios recientes demostraron que individuos de *C. fluminea* que habitan áreas de mayores temperaturas (34,5 °C) responden fisiológicamente mejor al estrés térmico, aunque no es claro si esto se debe a una adaptación genética propiamente dicha o a la plasticidad fenotípica propia de la especie (Falfushynska *et al.* 2016). Quizás esto explicaría por qué *C. fluminea* se distribuye en un rango de temperaturas mayor al de *C. largillierti* (Reyna *et al.* 2018) y también la razón por la cual tolera mejor las altas temperaturas del embalse San Roque (que promedia los 27 °C durante los meses de verano).

Entre los aspectos comportamentales de enterramiento estudiados, el incremento de temperatura provocó un aumento en el tiempo de latencia y activación y una disminución en el grado de enterramiento. Esto es coincidentes con el estudio de Savage (1976) que demostró que por encima de temperaturas óptimas disminuye considerablemente el porcentaje de enterramiento de las almejas *Mercenaria mercenaria* y *Spisula solidissima*. En condiciones naturales esto implicaría un incremento en el tiempo de exposición a depredadores y a condiciones ambientales adversas propias de la columna de agua (corrientes, crecidas, etc) (Margalef, 2005), afectando negativamente el establecimiento de las poblaciones de *C. largillierti* en sitios con temperaturas altas prolongadas. Cabe destacar que en la cuenca del Río Suquía la temporada de lluvias y por lo tanto de crecidas es coincidente con la temporada cálida del verano (Wunderlin, 2018; Vázquez *et al.* 1979). Con respecto al ITE, se encontró que varía significativamente en el rango de granulometrías estudiadas, registrándose valores más altos del índice en las granulometrías más finas. Turek (2013) obtuvo resultados similares para *C. fluminea*. No obstante en condiciones naturales de coexistencia de ambas especies se ha observado que *C. largillierti*, presenta una mayor abundancia en zonas con sedimentos más finos (Darrigran, 1992). Sin embargo no se puede desestimar que en general ambientes con sedimentos más finos se encuentran bajo un régimen menos intenso de corrientes que aquellos con granulometrías mayores. Por lo tanto las

diferencias encontradas en la distribución no se deberían solamente a la granulometría sino al resultado de desarrollarse en un ambiente menos disturbado (Allen y Caryn 2010; Howard y Kurt 2003; Nel *et al.* 2001). En este contexto el análisis de la curva de enterramiento muestra que a pesar de las diferencias observadas, *C. largillierti* es una especie generalista, es decir que tiene la capacidad de enterrarse en todas las granulometrías presentadas. Incluso en experiencias previas al desarrollo de estos experimentos, se observó que los individuos no realizan una exploración en busca de un sedimento particular, y parecen no tener preferencia alguna, sino que se entierran de acuerdo a la ubicación en la que sacan el pie. Esto es coincidente con lo observado durante el muestreo del trabajo, a lo largo de la cuenca del Río Suquía, donde *C. largillierti* se encuentra distribuida ocupando parches de distintas granulometría. En el presente trabajo no se encontró una preferencia propiamente dicha de sustratos, asociada al rango de granulometrías, en contraposición con lo visto por Schmidlin y Baur (2006) para *C. fluminea*, quienes observaron una preferencia o selección de sustrato al momento de enterrarse. El único efecto claro de la temperatura sobre el ITE se observó luego de 8 semanas de exposición a 30 °C. En dicha condición las diferencias entre los sustratos desaparecen, quedando probablemente enmascarada por el desgaste fisiológico general producido por la temperatura. Esto sugiere que a temperaturas altas, la dificultad para enterrarse completamente es igual en todo el rango de granulometrías. Sin embargo cuando se analizaron todas las temperaturas en conjunto resultó llamativo que no existan diferencias en cuanto a la velocidad de enterramiento, ya que en el resto de los comportamientos analizados el efecto de la temperatura fue muy claro. Es probable que dicha diferencia se encuentre en la naturaleza del comportamiento de enterramiento, que corresponde a una actividad muscular de alta exigencia desarrollada en un corto plazo (Knoll *et al.* 2017). En general, este tipo de actividad muscular suele estar determinada más por el metabolismo anaeróbico que por el aeróbico (Hochachka y Sommero 2002). Reforzando la idea de que el comportamiento de enterramiento en almejas corresponde a un mecanismo netamente anaeróbico, Savage (1976) observa que la velocidad de enterramiento de dos especies de almejas es completamente independiente de la concentración de oxígeno ambiental, siendo ambas capaces de enterrarse a la misma velocidad, aún en concentraciones menores a 1,5 mg.l⁻¹. El análisis metabólico de este trabajo se encuentra enfocado en el consumo de oxígeno, y por lo tanto en el metabolismo aeróbico. Es probable que las actividades implicadas en el metabolismo anaeróbico no se vean afectadas por el incremento de la temperatura en la misma magnitud que aquellas involucradas en el metabolismo aeróbico. Otro aspecto interesante es que, al igual que demuestra Nel *et al.* (2001) para *Donax serra* y *Donax sordidus*, existe una relación directa entre la velocidad de enterramiento, el tamaño de los individuos y la granulometría del sustrato. Esto generaría una ventaja de los individuos más pequeños por sobre los mayores, relacionada con que a menor tiempo de enterramiento, menor tiempo de exposición y por lo tanto mayor tasa de supervivencia. Desde el punto de vista de la ecología poblacional este es un aspecto muy interesante, ya que por un lado, la pérdida de adultos reproductores podría implicar una pérdida a nivel poblacional (Morris *et al.* 2011), siendo quizás éste, uno de los

mecanismos de control naturales de este tipo de especies que en ambientes donde las corrientes y frecuentes crecidas de verano (como la cuenca del Río Suquía) podrían implicar un incremento notorio de la mortalidad de adultos. Pero por otro lado, la remoción de adultos podría favorecer el crecimiento de individuos de estadios más jóvenes, incrementando el potencial de expansión de la especie y por lo tanto su potencial invasor (Hilker *et al.* 2013; Zipkic *et al.* 2009).

Si consideramos que la granulometría del sustrato de la cuenca va disminuyendo desde la parte alta hasta la parte baja de la cuenca, estos resultados podrían explicar las diferencias morfológicas encontradas por Morán (2011) que muestra que las poblaciones de *C. largillierti* pertenecientes a la parte más alta de la cuenta son significativamente más pequeñas que las que se encuentran en las zonas más bajas. Si bien la autora discute sobre las diferencias hidrológicas y la posible diferencia en parámetros fisicoquímicos de la cuenca, resulta interesante pensar, a la luz de nuestros resultados, que ante la ventaja general para re-enterrarse que presentan los individuos más pequeños, éstos tiendan a dominar las áreas menos favorables, es decir aquellas que presentan granulometrías mayores y un régimen de corrientes y crecidas más importante y frecuente, que las poblaciones situadas en la parte baja de la cuenca.

Si bien existen algunas discrepancias en cuanto al consumo de oxígeno de *C. fluminea* en función de la concentración de oxígeno ambiental (Tran *et al.* 2000; McMahon, 1979), a pesar de seguir una metodología similar a la de McMahon (1979), estos resultados son coincidentes con los de Tran *et al.* (2000), reafirmando que *C. fluminea* no es un conformador sino un regulador de su metabolismo aún bajo concentraciones de oxígeno muy bajas. La regulación del consumo de oxígeno es un mecanismo que permite a los bivalvos evitar cambios en la oxigenación de la sangre, pero dicha regulación es posible sólo hasta una cierta concentración de oxígeno denominada “punto crítico” (Le Moullac *et al.* 2007). La presente aproximación experimental es diferente a la de Tran *et al.* (2000). En ésta los individuos se aclimataron a la concentración de oxígeno estudiada durante 48 h antes de realizar la medición y evaluó la respuesta de *C. fluminea* a 15 °C. En esas condiciones encontraron un único punto crítico de alrededor de 1 mg.l⁻¹. Sin embargo en el presente trabajo la medición fue continua y a 24 °C, y se encontraron dos puntos críticos. El primero de ellos determinando el límite de la capacidad regulatoria, alrededor de los 3,5 mg.l⁻¹ y el próximo punto crítico alrededor de 1,5 mg.l⁻¹, a partir del cual los individuos mantienen una tasa mínima de consumo. Dichos resultados sugieren que la especie sería capaz de habitar y sobrevivir en ambientes hipóxicos por largos períodos gracias a su gran capacidad regulatoria (Ortmann y Grieshaber 2003). Aunque la respuesta a hipoxia ha sido estudiada para muchos invertebrados acuáticos y sobretodo en moluscos, nada se sabía hasta ahora de la capacidad de *C. largillierti* de sobrevivir a estas condiciones. Estos resultados mostraron que a diferencia de *C. fluminea*, esta especie no es capaz de regular su consumo de oxígeno sino que es totalmente dependiente de la concentración ambiental y con una concentración crítica mucho más elevada que la de *C. fluminea* y otros bivalvos de agua dulce (como *Purreysia corrugata*, *Anodonta hallenbeckii*, *Ligumia subrostrata*) (McMahon, 1979). Esto sugiere que en ambientes con una concentración de

oxígeno por debajo de lo mínimo requerido, los individuos pueden sufrir un cambio metabólico, hacia una vía anaeróbica, la cual tiene un menor rendimiento energético (Pörtner y Grieshaber 1993). Ciertamente esta dificultad de *C. largillierti* para mantener el consumo de oxígeno a medida que disminuyen las concentraciones ambientales del mismo, estaría directamente relacionada con su exclusión de ambientes hipóxicos limitando en gran medida su distribución y su capacidad para competir con especies nativas mejor adaptadas a dichas condiciones.

A pesar de las diferencias observadas entre las diferentes granulometrías estudiadas, al ser *C. largillierti* una especie generalista, el tipo de sustrato parece no ser un factor determinante en la distribución de la especie. Sin embargo, la notable sensibilidad de *C. largillierti* a elevadas temperaturas e hipoxia, podrían ser una limitante en su distribución a lo largo de la cuenca del Río Suquía. El embalse, donde no fueron encontrados ejemplares de esta especie, puede alcanzar en verano temperaturas superficiales medias de 27 °C (más elevadas que en el resto de la cuenca) (Degano y Rodríguez 2016) y niveles muy bajos de oxígeno que van de 4-1 mg.l⁻¹ desde la superficie al fondo. Dichas concentraciones se encuentran por debajo del punto crítico de la especie. Considerando que esta especie tiende a habitar los primeros metros de profundidad de las costas, que son las áreas con mayor aumento de temperatura y disminución de oxígeno, resulta lógico concluir que la combinación de ambos factores es la causante de la ausencia de *C. largillierti* en el embalse. En contraposición, al tener una mayor tolerancia térmica, una demanda menor de oxígeno, y una excelente capacidad reguladora, *C. fluminea* logra sobrevivir en este ambiente. De acuerdo a los factores estudiados en el presente trabajo, se podría inferir que *C. fluminea* tendría un potencial invasor mayor (Tabla 3), lo que podría explicar la mayor distribución a nivel mundial de la misma con respecto a *C. largillierti* (Reyna *et al.* 2018; Gama *et al.* 2017). Sin embargo, un nuevo interrogante se presenta en este punto: ¿Cómo es que la especie con mayor rango de tolerancia a los factores estudiados y que tendría un mayor potencial invasor se encuentra confinada a un único punto de la cuenca? Futuros estudios enfocados en otros aspectos como el potencial reproductivo, la interacción trófica con otras especies (posibles fuente de alimento, competidores, depredadores, etc) y los mecanismos de dispersión, serán imprescindibles para poder responder este interrogante.

Tabla 3. Comparación de la respuesta fisiológica y comportamental de *Corbicula largillierti* y *C. fluminea* a variaciones de temperatura, granulometría y concentración de oxígeno.

Factor	<i>Corbicula largillierti</i>	<i>Corbicula fluminea</i>
Temperatura	Sensibilidad a largos periodos de tiempo a 30 °C*	Tolerancia a largos periodos de tiempo a 30-35 °C (Cataldo, 2001; Falfushynska <i>et al.</i> 2016) No tolera temperaturas mayores a 36 °C (McMahon, 2002)
Sustrato	Generalista *	Sin preferencia por sustratos (Turek, 2013) Preferencia por sustratos finos (0,2-2 mm) (Schmidlin y Baur 2006)
Consumo de oxígeno	Conformador de oxígeno Punto crítico: 4 mg.l ⁻¹ *	Regulador de oxígeno Puntos críticos: 3,5 mg.l ⁻¹ y 1,5 mg.l ⁻¹ * Regulador de oxígeno Punto crítico: 1 mg.l ⁻¹ (Tran <i>et al.</i> 2000) Conformador de oxígeno Punto crítico: 5 mg.l ⁻¹ (McMahon, 1979)

* Resultados obtenidos en el marco del presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexander R R, Stanton R J, Dodd J R (1993) Influence of Sediment Grain Size on the Burrowing of Bivalves: Correlation with Distribution and Stratigraphic Persistence of Selected Neogene Clams. *Palaios* 8:289.
- Azevêdo E D L, Barbosa J E D L, Vidigal T H D A, Marques J C, Callisto M, Molozzi J (2016) Potential ecological distribution of alien mollusk *Corbicula largillierti* and its relationship with human disturbance in a semi-arid reservoir. *Biota Neotropica* 16 (1).
- Belanger S E, Farris J L, Cherry D S y Cairns J (1985) Sediment preference of the freshwater Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, *Nautilus* 99: 66-73.
- Bustamante M A, Rodríguez M I, Granero M, Morillo S, Ruibal Conti A L, Zito Freyer I (2004) Limnological study and ecological modelling of San Roque Reservoir, Argentina. V Simposio de Ecohidráulica 3-6.
- Cataldo D H (2001) Dinámica poblacional y potencial bioindicador de contaminación acuática del molusco bivalvo *Corbicula fluminea* (Bivalvia) en el delta del río Paraná, Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. FCEFYN. 178 pp.
- Costa P R, Martins J C, y Chainho P (2017) Impact of invasions on water quality in marine and freshwater environments. In *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. Springer International Publishing. pp. 221-234.
- Counts C (1986) The zoogeography and history of invasion of the United States by *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). In: Prezant, R. S. ed. *Proceedings of Second International Corbicula Symposium*. American Malacological Bulletin (Special edition) 2:7-39.
- Darrigran G (1991) Competencia entre dos especies de pelecipodos invasores, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) y *C. largillierti* (Phillipi, 1844) en el litoral argentino del estuario del Río de La Plata. *Biología Acuática* 15: 214-215
- 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.
- Darrigran G (2002) Potential impact of filter feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions* 145-156.
- Darrigran G y Damborenea C (2005) La almeja de agua dulce *Corbicula fluminea* (Müller, 1774). Penchaszadeh, P. E. ed. *Invasores. Invertebrados exóticos en el Río de La Plata y región marina aledaña*. Buenos Aires, Eudeba. p. 133-177.
- Darrigran G, Damborenea M C (2006) Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP) 206pp.
- Degano M F, Rodríguez M I y Dasso Clarita M (2016) Dinámica térmica de cuerpos de aguas eutróficas: caso Embalse San Roque. *Revista Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 4: 1-8.
- Di Rienzo J A, Casanoves F, Balzarini M G, Gonzalez L, Tablada M, Robledo C W (2008).

- InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Falfushynska H I, Phan T, Sokolova I M (2016) Long-term acclimation to different thermal regimes affects molecular responses to heat stress in a freshwater clam *Corbicula fluminea*. *Scientific Reports* 6:1–17.
- Feng X y Papeş M (2017) Physiological limits in an ecological niche modeling framework: A case study of water temperature and salinity constraints of freshwater bivalves invasive in USA. *Ecological Modelling*, 346: 48-57.
- 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: 675–684.
- Hilker F M y Liz E (2013). Harvesting, census timing and “hidden” hydra effects. *Ecological Complexity*, 14, 95-107.
- Hochachka P W, Somero G N (2002) *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution*. Oxford 466 pp.
- Horne F R y McIntosh S (1979) Factors Influencing the distribution of Mussels in the Blanco River of Central Texas, *The Nautilus* 94: 119-133.
- Hued A C, Bistoni M A (2005) Hued & Bistoni, 2005. *Hydrobiologia* Volume 543:279–298.
- Hulme P E (2017) Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options. *Biological Reviews*, 92:1297-1313
- INA-CIRSA (2009) Actividad permanente de monitoreo del Embalse San Roque y su cuenca. Anuario. 5.
- Ituarte C (1981) Primera noticia acerca de la introduccion de Pelecipodos Asiaticos en el area Rioplatense. *Neotropica* 27:79–82.
- Knoll K, Chamberlain R, Chamberlain J (2017) Escape Burrowing of Modern Freshwater Bivalves as a Paradigm for Escape Behavior in the Devonian Bivalve *Archanodon catskillensis*. *Geosciences* 7:102.
- Kolar C S, Lodge D M (2001) Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16:199–204.
- Labasque T, Chaumery C, Aminot A, Kergoat G (2004) Spectrophotometric Winkler determination of dissolved oxygen: re-examination of critical factors and reliability. *Mar. Chem.* 88:53–60.
- Lagos M E, Barneche D R, White C R, Marshall D (2017) Do low oxygen environments facilitate marine invasions? Relative tolerance of native and invasive species to low oxygen conditions. *Global Change Biology*, 23: 2321-2330.
- Le Moullac G, Quéau I, Le Souchu P, Pouvreau S, Moal J, René Le Coz J, François Samain J (2007) Metabolic adjustments in the oyster *Crassostrea gigas* according to oxygen level and temperature. *Marine Biology Research* 3:357–366.
- Margalef R (2005) *Ecología*, 10ma edición. Omega 951 pp.

- McMahon R F (1979) Response to temperature and hypoxia in the oxygen consumption of the introduced asiatic freshwater clam *Corbicula fluminea* (Müller). *Comparative Biochemistry and Physiology* 63:383–388.
- McMahon R F (2000) Invasive Characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*, en: Claudi, R. & J. Leach (eds.), *Nonindigenous freshwater organism: vectors, biology and impacts*, Lewis Publishers, Boca Raton (EE. UU. de A.), pp. 315-343.
- Morán A G (2011) Variación morfométrica de las almejas invasoras *Corbicula fluminea* y *C. largillierii* de la cuenca del río Suquía, Córdoba. Tesina de Grado. Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. U.N.C, 1-45.
- Morris J A, Shertzer K W y Rice J A (2011). A stage-based matrix population model of invasive lionfish with implications for control. *Biological Invasions*, 13(1), 7-12.
- Nakano D y Strayer D (2014) Biofouling animals in freshwater: Biology, impacts, and ecosystem engineering. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12: 167–175.
- Nel R, McLachlan A, Winter D P E (2001) The effect of grain size on the burrowing of two *Donax* species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 265:219–238.
- Ortmann C, Grieshaber M K (2003) Energy metabolism and valve closure behaviour in the Asian clam *Corbicula fluminea*. *Journal of Experimental Biology*. 206: 4167-4178
- Pörtner H O, Grieshaber M K (1993) Critical PO₂ (s) in oxyconforming and oxyregulating animals: gas exchange, metabolic rate and the mode of energy production. In: Bicudo JEPW, editor. *The Vertebrate Gas Transport Cascade: Adaptation to Environment and Mode of Life*. Boca Raton: CRC Press. p 330_57.
- Reyna P B, Nori J, Ballesteros M L, Hued A C, Tatián M (2018) Targeting clams: insights into the invasive potential and current and future distribution of Asian clams. *Environmental Conservation*. En prensa.
- Reyna P B, Morán A G, Tatián M (2013) Taxonomy, distribution and population structure of invasive *Corbiculidae* (Mollusca , Bivalvia) in the Suquía River basin, Córdoba, Argentina. *Iheringia, Série Zoologia* 103:77–84.
- Ricciardi A, Macisaac H J (2000) Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto – Caspian species. *Science* 15:62–65.
- Rodgers J H, Cherry D S, Dickson K L y Cairns J (1979) Invasion, population dynamics and elemental accumulation of *Corbicula fluminea* in the New Fiver al Glen Lyn, Virginia, en: J. C. Britton (ed.): *Proc. First Internat. Corbicula Simp.*, Texas Christian University, Fort Worth (Texas, EE. UU. de A.): 99-110.
- Rodríguez I D V (2004) La convención de RAMSAR y las aves acuáticas en el neotrópico. *Ornitología Neotropical* 15: 445-454
- Rosa I C, Pereira J L, Costa R, Gonçalves F, Prezant R (2012) Effects of Upper-Limit Water Temperatures on the Dispersal of the Asian Clam *Corbicula fluminea*. *PLoS ONE*.
- Rumi A, Gregoric, Gutiérrez Diego E Núñez V, Darrigran G A (2007) *Revista de biología tropical*. *Revista de Biología Tropical* 56:77–111.
- Saucedo P E, Ocampo L, Monteforte M, Bervera H (2004) Effect of temperature on

- oxygen consumption and ammonia excretion in the Calafia mother-of-pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856). *Aquaculture* 229:377–387.
- Savage N B (1976) Burrowing activity in *Mercenaria mercenaria* (L.) and *Spisula solidissima* (Dillwyn) as a function of temperature and dissolved oxygen. *Marine Behaviour and Physiology* 3:221–234.
- Schmidlin S, Baur B (2007) Distribution and substrate preference of the invasive clam *Corbicula fluminea* in the river Rhine in the region of Basel (Switzerland, Germany, France). *Aquatic Sciences* 69:153–161.
- Simberloff D, Martin J L, Genovesi P, Maris V, Wardle D A, Aronson J, Courchamp F, Galil B, García-Berthou E, Pascal M, Pyšek P, Sousa R, Tabacchi E, Vilà M (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 58–66
- Strayer D L (2010) Alien species in fresh waters: Ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55:152–174.
- Strayer D L, Malcom H M (2007) Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on native bivalves: the beginning of the end or the end of the beginning? *Journal of the North American Benthological Society* 26:111–122.
- Sousa R, Antunes C, Guilhermino L (2008) Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Annales de Limnologie -International Journal of Limnology* 44: 85–94
- Torre L , Servetto, Eöry M L, Momo F, Tatián M, Abele D y Sahade R (2012) Respiratory responses of three Antarctic ascidians and a sea pen to increased sediment concentrations. *Polar Biology* 35:1743-1748.
- 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* 9:165–166.
- Tran D, Boudou A, Massabuau J C (2000) Mechanism for maintaining oxygen consumption under varying oxygenation levels in the freshwater clam *Corbicula fluminea*. *Canadian Journal of Zoology* 78:2027–2036.
- Turek K (2013) Loyola eCommons Behavior and Ecosystem Effects of the Invasive Asian Clam (*Corbicula fluminea*) In Urban Streams.
- Vázquez J B, Lopez Robles A, Saez M P (1979) Aguas. In: Vázquez, J. B.; Miatello, R. A. y Roque, M. ed. Geografía física de la provincia de Córdoba. Córdoba, Boldt, Banco de la Provincia de Córdoba. p. 139-211.
- Wunderlin D A, Díaz M del P, Amé M V, Fabiana P S, Hued A C, Bistoni M A (2001) Pattern Recognition Techniques for the Evaluation of Spatial and Temporal Variations in Water Quality. A Case Study: Suquía River Basin (Córdoba–Argentina). *Water Research* 35:2881–2894.
- Wunderlin D A, (2018). The Suquía River Basin (Córdoba, Argentina): An Integrated Study on Its Hydrology, Pollution, Effects on Native Biota and Models to Evaluate Changes in Water Quality. Springer.

- Xiao B, Li E, Du Z, Jiang R, Chen L, Yu N (2014) Effects of temperature and salinity on metabolic rate of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller , 1774). 1-9.
- Zipkin E F, Kraft C E, Cooch E G, and Sullivan P J (2009). When can efforts to control nuisance and invasive species backfire? *Ecological Applications*, 19(6), 1585-1595.