

CAPÍTULO 4

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Limnoperna fortunei*

CRISTINA DAMBORENEA¹ & PABLO E. PENCHASZADEH²

INTRODUCCIÓN

Limnoperna fortunei (Dunker, 1857), bivalvo nativo del sudeste de Asia, se dispersó muy rápidamente desde su ingreso en América del Sur en 1991 (ver Capítulo 6). Ello se vincula a la habilidad que tienen los adultos para adaptarse a amplias variaciones ambientales, a la flexibilidad de su ciclo reproductivo y a la actividad humana como vía de dispersión.

Las poblaciones de *L. fortunei* se han ido adaptando a las diferencias ambientales propias de su nuevo rango de distribución, el cual comprende desde una zona geográfica de clima templado hasta una zona de clima subtropical. Pequeñas alteraciones en los factores físicos pueden provocar diferencias en el momento de la maduración gamética y producción de larvas. La capacidad reproductiva de esta especie, y ciertas características de su ciclo de vida, están directamente relacionadas con su capacidad invasora y de dispersión. El conocimiento del ciclo de vida podría convertirse en una herramienta fundamental para el desarrollo y aplicación de estrategias de control y para la implementación de programas de desaceleración de su dispersión en los ambientes naturales.

Generalidades

Existen diferencias muy notorias entre las características de la morfología gonadal y los ciclos de vida de las especies nativas de bivalvos de agua dulce de la Región Neotropical (pertenecientes a las Familias Hyriidae, Mycetopodidae, Sphaeriidae y Corbiculidae) (ver Capítulo 5) y del bivalvo invasor *Limnoperna fortunei*. Esta última especie es un representante de la Familia Mytilidae, y muchas de las características de su ciclo de vida (e.g. morfología y disposición de las gónadas, presencia de fases larvales libres) son afines con los restantes mitílicos (e.g. mejillones, mejillines y cholgas marinos) y con los bivalvos marinos en general.

En los bivalvos marinos se pueden reconocer tres tipos fundamentales de disposición de las gónadas. En el primero de ellos, la gónada es difusa en la masa visceral e invade progresivamente el manto, como puede observarse en los mitílicos. En el segundo tipo, encontrado en especies con un pie cavador muy desarrollado como en almejas y berberechos (e.g. especies de los géneros *Mesodesma* y *Donax*), la gónada se desarrolla entre el pie y la masa visceral. En el tercer tipo de disposición, la gónada es un órgano conspicuo y separado de la masa visceral que, en forma de saco, rodea el músculo aductor y la masa visceral, como en los pectínidos.

¹ Grupo Investigación sobre Moluscos Invasores / Plaga. División Zoología Invertebrados. Facultad Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque. (1900) La Plata. Argentina. cdambor@fcnym.unlp.edu.ar

² Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Av. A. Gallardo 470. Buenos Aires. DBBE, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. penchas@bg.fcen.uba.ar

En los mitílidos, la progresiva invasión de folículos gonádicos en el manto desplaza al tejido conjuntivo. Las extremidades de estos folículos están repletas de células en mitosis (zonas de crecimiento) y, a lo largo de sus paredes, colmados de células madres de las gonias, formaciones sinciales necróticas, espermatogonias y oogonias (Lubet, 1983).

En zonas templadas y templado-frías, los moluscos tienen un ciclo reproductivo estacional típico, que implica un estadio de reposo sexual inmediatamente posterior a un período de evacuación gamética, generalmente con un pico de máximo desove y freza sincrónico en la población. Según las especies y las localidades geográficas, este período de reposo puede ser prolongado o reducido, pero casi siempre es claramente reconocible. En el caso de las regiones tropicales, generalmente no existe una secuencia estacional definida y sincrónica de estadios de desarrollo gonádico en la población. El resultado de ello es la producción continuada de productos sexuales (gametas), generalmente acompañado por numerosos eventos de evacuación parcial de la gónada en el año.

En los invertebrados en general, y los moluscos en particular, los fenómenos sexuales están correlacionados con factores ambientales como la salinidad del agua, las fases lunares, la temperatura del agua, la abundancia de fitoplancton, etc.

En los mitílidos, la temperatura constituye un factor determinante del ciclo de maduración gonádica y también de los fenómenos de evacuación de productos sexuales al agua. Entre ellos, el caso de *Limnoperna fortunei* es, de por sí muy interesante, ya que se trata del único representante de la familia en agua dulce y su estructura gonádica es igual a la de las especies marinas.

Los bivalvos de agua dulce han evolucionado, tanto hacia la formación de larvas gloquídeas, parásitas de las branquias de peces como hacia la incubación por parte de la madre de los embriones hasta casi una etapa de juvenil. La producción de larvas veliger libre-nadadoras, que conserva *Limnoperna fortunei* de su linaje marino, es una rareza en los ambientes dulciacuícolas.

El hecho de que *Limnoperna fortunei* haya conquistado ambientes muy diversificados habla de su enorme plasticidad, al tiempo que ofrece una oportunidad privilegiada para el estudio del comportamiento reproductivo de una especie invasora sumamente agresiva y exitosa en distintos regímenes de temperatura.

CICLO REPRODUCTIVO

Características generales

El ciclo de vida de *Limnoperna fortunei* incluye una fase juvenil-adulta bentónica y una fase larvaria planctónica de vida libre (véase Capítulos 3 y 5). Ésta es una especie de sexos separados o gonocórica. Las gónadas se desarrollan tanto en la masa visceral como en el manto, siendo más extendidas en este último.

La información sobre la proporción de sexos en las distintas poblaciones es escasa. Para una población del embalse de Plover Cove, en Hong Kong, se consignó un 34% de machos (Morton, 1982), mientras que en la población del Balneario Bagliardi (34°55'S; 57°49'W) -primera localidad donde se registró la especie en América del Sur (Pastorino y otros, 1993)-, Río de la Plata, Argentina, fue de 45% de machos, 40 % de hembras y 15% de indiferenciados (Darrigran y otros, 1999).

La talla mínima de diferenciación sexual en la Región Neotropical, tanto para machos como para hembras, es de 5 mm de longitud máxima valvar (LS) por observación microscópica en primavera, y de 9 mm de LS en verano y otoño (Darrigran y otros, 1999). La madurez sexual se observó desde 6 mm de LS, siendo esta talla variable a lo largo del año.

Durante el ciclo reproductivo se evidencian cambios morfológicos a nivel de los folículos, tanto ováricos como testiculares. Estos cambios permiten reconocer diferentes estadios en el proceso reproductivo. En Morton (1982) se definen estos estadios, y aquí se sigue esta clasificación:

(a) Estadio 1: Primordios genitales. Es un período en el que comienzan a organizarse las gónadas, tanto en machos como en hembras. Los folículos son pequeños, con primordios seminíferos y ováricos (Lámina 1A). En las hembras se observan pequeños oocitos con un núcleo vesicular y nucleolo evidente que se alinean en el epitelio germinal (Lámina 1B). En los machos, el epitelio germinal produce espermatoцитos primarios, redondeados, de unas 5 μm en diámetro.

(b) Estadio 2: En desarrollo. Los folículos masculinos aumentan de tamaño y, además de espermatoцитos primarios, se observan espermatoцитos secundarios (teñidos más intensamente, de 2,5 μm en diámetro) y algunas espermátides en el lumen de los túbulos (1,5 - 2,0 μm en diámetro) (Lámina 2A). Los folículos femeninos tienen un lumen reducido, las paredes producen grandes oogonias pedunculadas (Lámina 1C y Figura 1A).

(c) Estadio 3: En maduración. El tamaño, tanto de los folículos masculinos como de los femeninos, se incrementa. En el primer caso presentan espermatozoides (Lámina 2B) y en el segundo, oogonias pedunculadas

que permanecen sujetas a la pared, de aproximadamente 30 μm en diámetro, con un gran núcleo claro y con un nucleolo evidente (Lámina 1F).

(d) Estadio 4: Maduras. Los folículos masculinos presentan espermatoцитos primarios y secundarios, y el lumen central se encuentra repleto de espermatozoides dispuestos con sus cabezas hacia el epitelio germinal y sus largos flagelos hacia el lumen (Lámina 2C). Los folículos femeninos presentan oocitos separados de la pared, redondeados, de 60 μm en diámetro o más, con un núcleo vesicular claro (Lámina 1D-E y Figura 1B). Los oocitos muestran escaso vitelo (oligolecíticos).

(e) Estadio 5: Gónadas evacuadas. Están comprimidas, los folículos masculinos vacíos (Lámina 2D); los folículos femeninos presentan una reducción en tamaño general (Lámina 1G y Figura 1C) y, en estos últimos, se evidencian fenómenos de citólisis y reabsorción, resultando en la formación de cuerpos amarillos (Lámina 1H).

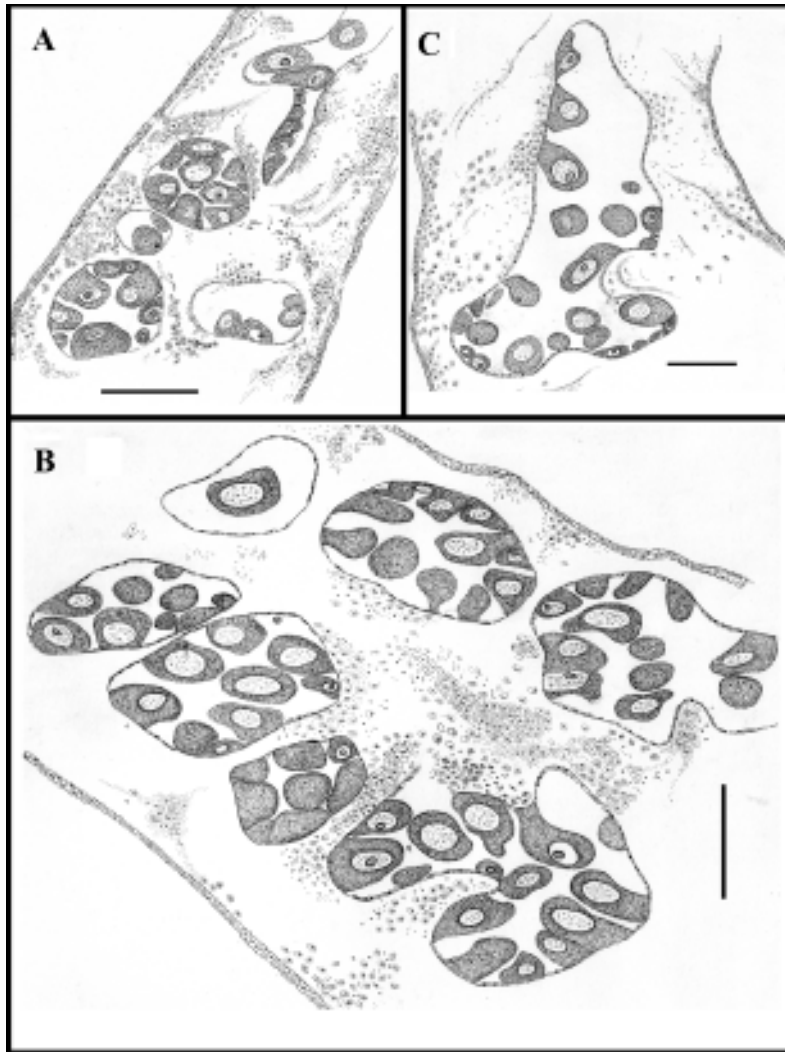


Figura 1. Esquemas del manto de hembras de *Limnoperna fortunei*. **A:** Folículos en desarrollo; **B:** Folículos maduros; **C:** Folículos evacuados. Escala 100 μm .

Durante los estudios de la biología reproductiva de *Limnoperna fortunei* en el Balneario Bagliardi, se detectaron individuos hermafroditas en una proporción de 0,25 % (Darrigran y otros, 1998, 2003), situación no encontrada en estudios semejantes realizados en el sudeste de Asia (Morton, 1982). Los especímenes hermafroditas presentan tres tipos de folículos entremezclados: un 21 % de folículos únicamente masculinos, un 19 % de folículos únicamente femeninos y el restante 60 % de folículos con ambos tipos de gametas (Lámina 3). Esta proporción es semejante a la encontrada en otros moluscos bivalvos (Darrigran y otros, 1998), incluso en *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), en la que se reconoce hasta un 4-8 % de individuos hermafroditas (Ram y otros, 1996).

Maduración y evacuación gamética

El estudio de la biología reproductiva de *Limnoperna fortunei* en la Región Neotropical se encuentra en etapas primarias de ejecución. La gran extensión y variabilidad ambiental de esta región conduce a la realización de un estudio básico en áreas seleccionadas que caractericen a los ambientes donde se detecten poblaciones ya asentadas. Cumplida esta primera etapa, se estará en condiciones de efectuar un estudio de síntesis, capaz de englobar a la totalidad de ambientes y de describir el comportamiento reproductivo de esta especie para la Región Neotropical.

En este capítulo se presentan los resultados publicados de la biología reproductiva de *L. fortunei*, tanto para el sudeste de Asia como para la Región Neotropical y otras áreas invadidas.

Los estudios sobre el mejillón dorado realizados hasta la fecha, tanto en el sudeste asiático (Iwasaki & Uryu, 1998) como en la Región Neotropical (Cataldo & Boltovskoy, 2000; Darrigran *et al.*, 1998, 1999, 2003; Taraborelli *et al.*, 2002a, b), revelan que esta especie presenta una marcada diferenciación geográfica en relación con su biología reproductiva, tasa de crecimiento, talla máxima y longevidad. Esta variabilidad en el ciclo de vida no sólo también es reconocida para *Dreissena polymorpha*, sino que, además, es considerada como relevante en el éxito de la colonización de esta última especie en Europa y América del Norte (Nichols, 1996).

Es dificultoso establecer la relación entre los patrones de reproducción y el hábitat, fundamentalmente debido a que se trata de una especie oportunista (Morton, 1982). *Limnoperna fortunei* puede ser considerada como un estratega del tipo r, con la presencia de un corto período de vida, temprana maduración y alta fecundidad (Morton, 1977).

El estudio más completo de la biología reproductiva de *Limnoperna fortunei* para el sudeste de Asia es el que realizó Morton (1982) a partir del estudio histológico de ejemplares procedentes del embalse de Plover Cove, Hong Kong. Éste, efectuado entre octubre de 1971 y febrero de 1974, aproximadamente 6 años después de la introducción de la especie en 1965 (Morton, 1977), reconoce una estrecha relación entre la gametogénesis y evacuación gonadal con los cambios de temperatura del agua, registrando dos eventos de evacuación gonadal por año (Figura 2A). La especie comienza su madurez sexual en primavera, alcanzando el estadio de madurez (estadio 3) entre mayo-junio, cuando la temperatura del agua asciende gradualmente. A principios del verano (junio-julio), cuando la temperatura es de 27-28 °C, ocurre la evacuación gonadal (estadio 4). Una segunda fase de gametogénesis se inicia inmediatamente después, donde las gónadas maduran progresivamente a medida que la temperatura desciende. A principios del invierno (noviembre-diciembre), cuando la temperatura es de 17-19 °C, las gónadas están maduras y, coincidiendo con la temperatura mínima (16-17°C) (diciembre-enero), se produce la liberación de gametas. Según este estudio, la gametogénesis está regulada, tanto con el incremento como con la disminución de la temperatura. Las temperaturas críticas estimulan la evacuación (Morton, 1982).

Los datos sobre la biología reproductiva del área de distribución nativa de *Limnoperna fortunei* son muy escasos y se remiten a referencias esporádicas. Entre ellas se menciona un estudio realizado para el norte de China, en el lago Huama, donde la temperatura mínima es de 8 °C en enero y la máxima de 30 °C en julio (Liu y otros, 1979, según Morton, 1982). En esta localidad se observa una única evacuación gonadal en invierno, entre septiembre y noviembre, cuando la temperatura es de 16 a 21 °C (Figura 2B).

En otro estudio del ciclo de vida, realizado en el embalse de Paldang, en Corea, entre octubre de 1982 y noviembre de 1983 (Choi & Shin, 1985), se reconocen los primeros oocitos maduros y esperma móvil en mayo, cuando la temperatura en la localidad estudiada es de 18-22 °C. En junio y julio, con temperatura del agua de 23,6 y 27-28 °C respectivamente, la gónada se encuentra en estado de madurez. En julio y agosto las gametas son liberadas (temperatura de 24 °C), siendo este período de alrededor 15-20 días (Figura 2C).

Los estudios de Iwasaki y Uryu (1998), realizados en el río Uji, Japón, se basan en el análisis del índice gonadal (porcentaje del peso húmedo de la gónada en relación con el peso húmedo total de los ejemplares), metodología menos exacta y precisa que la histología comúnmente utilizada. Estos autores analizan mensualmente 25 mejillones mayores a 20 mm de longitud valvar. Estos estudios se extendieron durante los siete meses más cálidos (desde abril hasta octubre de 1995, aproximadamente 5-6 años de la primera cita del mejillón dorado en Japón). Tanto en abril como en noviembre no se pudo determinar el sexo de los mejillones debido al escaso desarrollo gonádico. La temperatura del agua en estos muestreos fue de alrededor de 15 °C. El índice gonadal se incrementa desde mayo hasta junio (en machos) y julio (en hembras), con una temperatura del agua próxima a 20 °C, para luego decrecer. A partir de estos resultados, en Iwasaki y Uryu (1998) se concluye que *L. fortunei* se reproduce, en esa zona de Japón, desde junio hasta septiembre, presentando un único período reproductivo al año, con un reclutamiento de juveniles entre julio y septiembre (Figura 2D). Esta nueva cohorte alcanza los 20 mm luego del primer año y madura sexualmente en el segundo. La longevidad es de dos años, sin sobrevivientes durante el tercero. Durante el invierno las temperaturas del agua en el río Uji, que alcanzan los 7-9 °C, inhibirían la reproducción. Estas temperaturas son entre 6 y 8 °C inferiores a las mínimas registradas en Hong Kong (Iwasaki & Uryu, 1998).

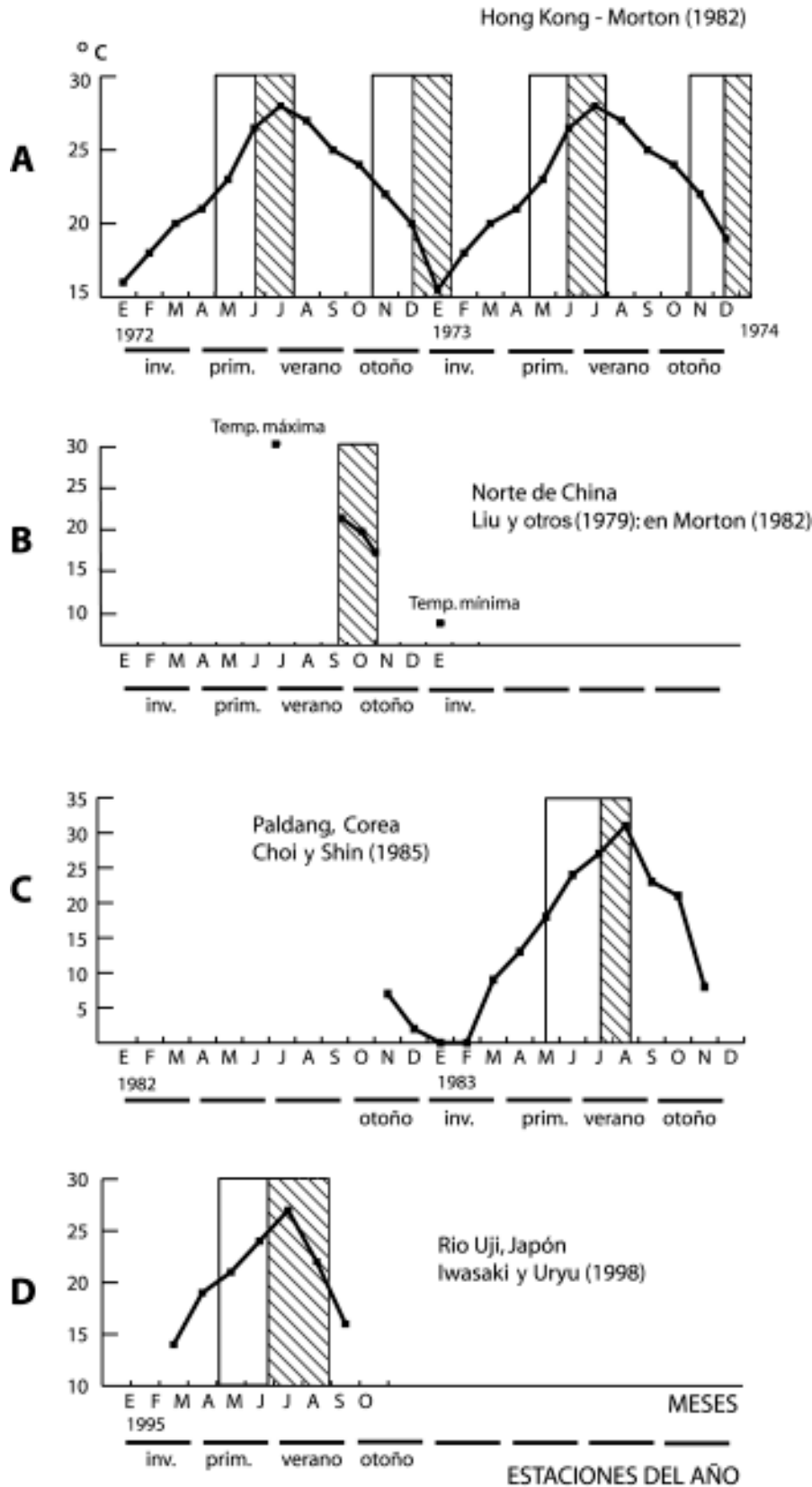


Figura 2. Períodos de maduración sexual (blanco) y liberación de gametas (rayado) en tres poblaciones de *Limnoperna fortunei* estudiadas del sudeste de Asia, y una de Japón, y la temperatura. **A:** Embalse de Plover Cove, Hong Kong (Morton, 1982); **B:** Lago Huama, Norte de China (Liu y otros, 1979, según Morton, 1982); **C:** Embalse de Paldang, Corea (Choi & Shin, 1985); **D:** Río Uji, Japón (Iwasaki & Uryu, 1998). En todos los gráficos se incluye la temperatura del agua, el período estudiado y la estación del año correspondiente.

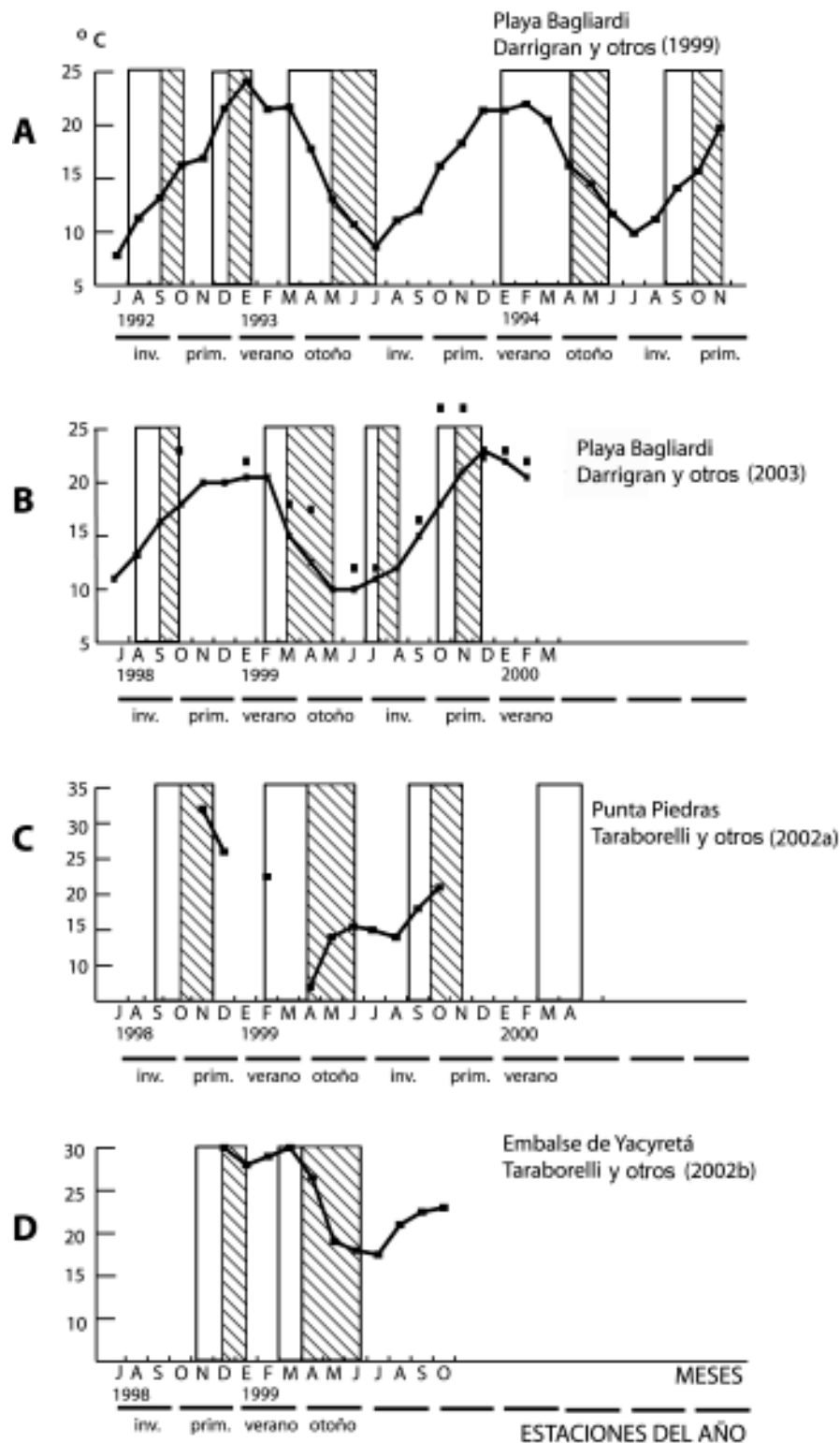


Figura 3. Períodos de maduración sexual (blanco) y liberación de gametas (rayado) para diferentes poblaciones de *Limnoperna fortunei* en la región neotropical. **A:** Playa Bagliardi, Río de la Plata, Argentina, entre julio de 1992 y noviembre de 1994 (Darrigran y otros, 1999) (las temperaturas corresponden a temperatura del aire); **B:** Playa Bagliardi, Río de la Plata, Argentina, entre agosto de 1998 y marzo de 2000 (Darrigran y otros, 2003) (en línea continua la temperatura del aire, cuadrados negros temperatura del agua en el momento de muestreo); **C:** Punta Piedras, Río de la Plata, Argentina (Taraborelli, y otros, 2002a); **D:** Embalse de Yacyretá, Corrientes, Argentina (modificado de Taraborelli y otros, 2002b).

En Darrigran y otros (1999, 2003) se estudia la biología reproductiva de *Limnoperna fortunei* en el Balneario Bagliardi (34°55'S; 57°49'W), donde la salinidad varió entre 0,4 y 0,5 (Darrigran, 1991), y en Punta Piedras (35°27'S; 57°08'W) (Taraborelli y otros, 2002a), con una salinidad media de 2,5 (Darrigran, 1991). Ambas localidades se encuentran en el estuario del Río de la Plata, Argentina, con un clima templado y con temperaturas del agua entre 14 y 24 °C. En Taraborelli *et al.* (2002b) se realiza un estudio preliminar de la biología de *L. fortunei* en la represa de Yacyretá (27°29'S; 56°44'W), Corrientes, Argentina. Esta última localidad es de clima subtropical, con la temperatura del agua que oscila entre 15 y 31,5 °C.

Los estudios en el Balneario Bagliardi (Darrigran y otros, 1999, 2003) se realizaron a partir de colectas

mensuales en la costa rocosa durante las bajas mareas. En la primera investigación, las muestras se extendieron entre julio de 1992 -a menos de un año del primer registro de la especie en esa localidad- y noviembre de 1994; y en la segunda, entre agosto de 1998 y marzo de 2000 -casi diez años después de su invasión en esa localidad. En ambos estudios se aplicaron técnicas histológicas estándar, se tiñó con hematoxilina y eosina, se consideró la talla de los oocitos, así como los períodos de lisis y reabsorción ovocitaria.

En forma análoga a lo mencionado por Morton (1982) en su estudio para la población de Hong Kong, los resultados obtenidos para la costa del Río de la Plata confirman que, tanto la gametogénesis como la liberación de gametas, podrían estar reguladas por las variaciones de la temperatura del agua. Sin embargo, se hallaron diferencias importantes entre ambos estudios. En el primero (Darrigran y otros, 1999) se detectaron cinco eventos de evacuación gonadal (Figura 3A):

- (a) en septiembre-octubre de 1992;
- (b) diciembre 1992-enero 1993;
- (c) mayo-julio de 1993;
- (d) abril-junio 1994;
- (e) octubre-noviembre 1994;

siendo el tercer y cuarto evento los de mayor magnitud y los restantes de menor importancia. No se registró evacuación gonadal entre octubre de 1993 y febrero de 1994 y de junio a octubre de 1994. A pesar de registrarse cinco evacuaciones gonadales, algunas de ellas muy importantes en magnitud, la proliferación oocitaria, medida como porcentaje de oocitos menores de 20 μm , fue continua durante todo el período muestreado (Figura 4A), reconociéndose un período prolongado de alta proliferación oocitaria entre diciembre de 1992 y marzo de 1993. Entre diciembre de 1993 y marzo de 1994, los oocitos de pequeña talla se encontraron con frecuencias menores al 10 %, indicando un período de escasa proliferación oocitaria. Durante todo el período de estudio se registraron tres picos de máxima proliferación oocitaria: octubre de 1992, agosto de 1993 y junio de 1994, coincidiendo éstos con períodos de altas y bajas temperaturas.

En relación al porcentaje de folículos masculinos con presencia de espermatozoides (Figura 4B) se reconoce un largo período de acumulación, entre agosto de 1993 y enero de 1994, y dos períodos de evacuación coincidentes con los dos mayores de evacuación oocitaria. El patrón de ocupación del manto por parte de las gónadas (Figura 4C) se relaciona con los períodos de maduración y evacuación gonadal.

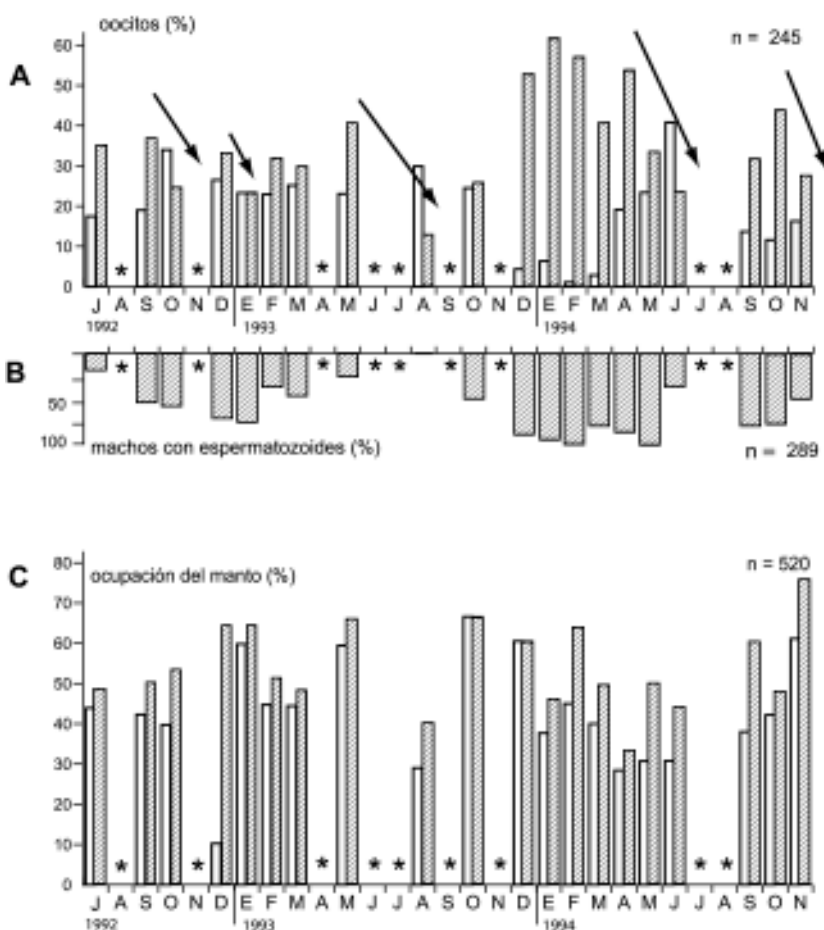


Figura 4. Variación temporal en el ciclo de *Limnoperna fortunei* en Playa Bagliardi, Río de la Plata, Argentina, entre julio de 1992 y noviembre de 1994. **A:** Porcentaje de oocitos mayores de 60 μm (barra rayada) y menores de 20 μm (barra blanca); las flechas indican los momentos de liberación de gametas. **B:** Porcentaje de machos con espermatozoides. **C:** Porcentaje de ocupación del manto por los folículos femeninos (barras blancas) y por los folículos masculinos (barras rayadas). Los * indican ausencia de datos (modificado de Darrigran y otros, 1999).

En el segundo estudio (Darrigran y otros, 2003), realizado en el Balneario Bagliardi diez años después de la introducción de *Limnoperna fortunei* en esa localidad, se registraron dos picos de maduración gonadal por año (Figura 3B). El primero, evidente a fines del invierno y principios de la primavera (agosto-septiembre de 1998 y octubre-noviembre de 1999), con temperaturas del agua mayores a 20 °C, y el segundo pico durante el verano (febrero de 1999 y marzo de 2000), cuando la temperatura del agua decrece, registrándose entre 20 y 15 °C. En estos períodos dominan los oocitos mayores a 60 μm , mientras que los menores de 20 μm son escasos (Figura 5A). Se registraron, en el período de estudio, cuatro eventos de evacuación gonadal:

- (a) desde septiembre a octubre de 1998;
- (b) de febrero a mayo de 1999;
- (c) de julio a agosto de 1999;
- (d) entre octubre y diciembre de 1999.

El segundo evento es el más prolongado temporalmente y el de mayor intensidad; el tercero, en cambio, es de menor importancia. Estos períodos de evacuación gonadal coinciden con el porcentaje de túbulos masculinos con esperma (Figura 5B) y con el porcentaje de ocupación del manto por parte de los folículos femeninos y masculinos (Figura 5C).

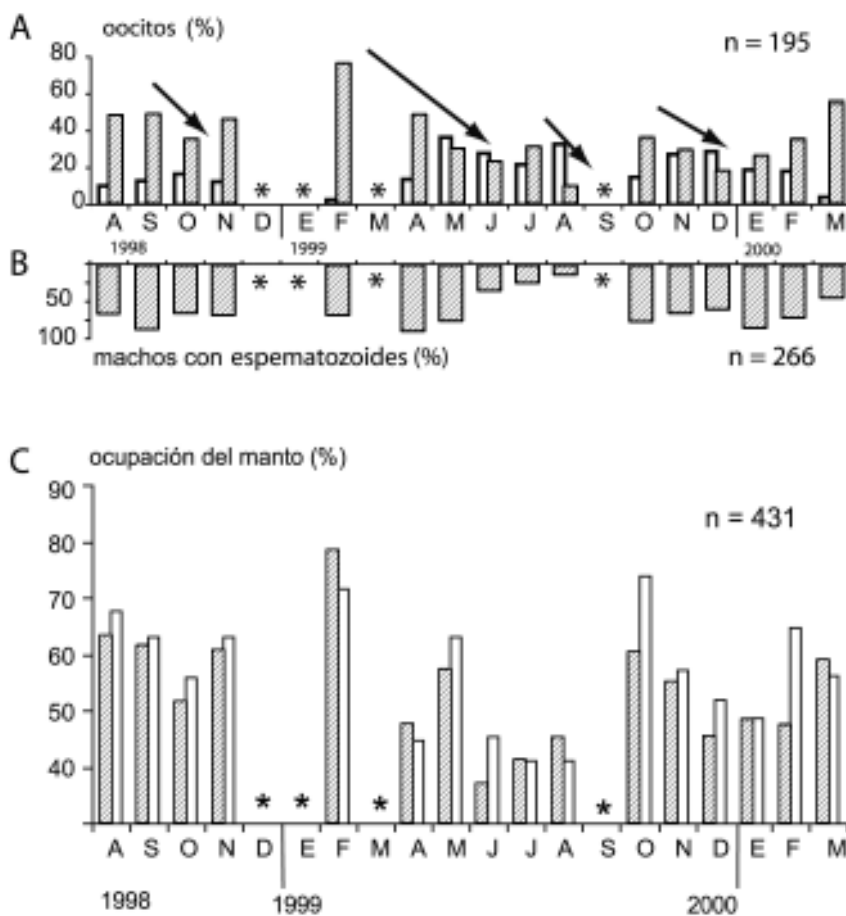


Figura 5. Variación temporal en el ciclo de *Limnoperna fortunei* en Playa Bagliardi, Río de la Plata, Argentina, entre agosto de 1998 y marzo de 2000. **A:** Porcentaje de oocitos mayores de 60 μm (barra rayada) y menores de 20 μm (barra blanca); las flechas indican los momentos de liberación de gametas. **B:** Porcentaje de machos con esperma. **C:** Porcentaje de ocupación del manto por los folículos femeninos (barras rayadas) y por los folículos masculinos (barras blancas). Los * indican ausencia de datos (modificado de Darrigran y otros, 2003).

Otra localidad donde se realizó un análisis de la biología reproductiva del mejillón dorado fue Punta Piedras (Taraborelli y otros, 2002a), distante 90 km del Balneario Bagliardi, con clima semejante, pero con una salinidad mayor, entre 1 y 2,5. El período de estudio es comparable al anterior, extendiéndose entre octubre de 1998 y abril de 2000. Los resultados son coincidentes en parte con los de Darrigran y otros. (2003). Se reconocen sólo dos períodos de evacuación gonadal por año. El primero, en momentos de temperaturas altas (primavera), ocurrió en octubre-noviembre de 1998 y de 1999, y el segundo, de mayor magnitud, coincidió con un período de descenso de la temperatura, entre abril y junio de 1999 (Figura 3C). Sin embargo, a diferencia de lo observado en Balneario Bagliardi, no se registra evacuación gonadal durante el período de incremento de la temperatura observado en invierno; la evacuación gonadal más importante sucede a fines del verano y principios del otoño en el Balneario Bagliardi; en Punta Piedras, en cambio, ocurre en otoño (Figura 6) (Taraborelli y otros, 2002a).

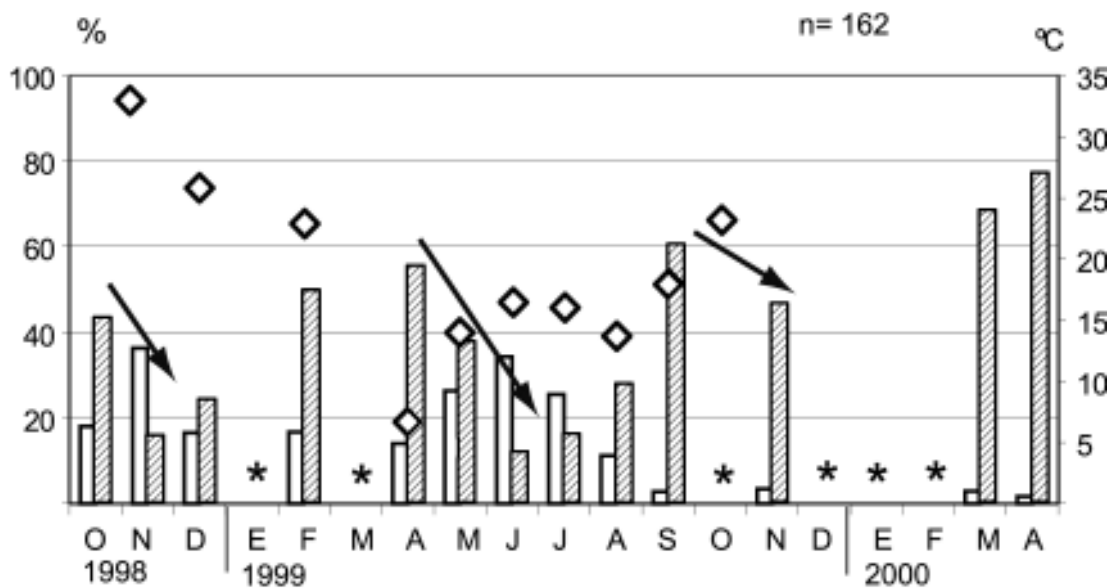


Figura 6. Variación temporal en el ciclo de *Limnoperna fortunei* en Punta Piedras, Río de la Plata, Argentina. Porcentaje de oocitos mayores de 60 µm (barra rayada) y menores de 20 µm (barra blanca); las flechas indican los momentos de liberación de gametas. Los * indican ausencia de datos (datos de Taraborelli y otros, inéditos).

Si bien la descripción de la biología reproductiva de *L. fortunei* en la Región Neotropical está basada, hasta la fecha, en estudios realizados en clima templado, existe un estudio preliminar para una población asentada en una región subtropical de la Cuenca del Plata: la Represa de Yacyretá, Corrientes, Argentina (Taraborelli y otros, 2002b). A pesar de tratarse de resultados de un corto período de muestreo -entre noviembre de 1998 y octubre de 1999-, se registra una evacuación en verano, que coincide con las máximas temperaturas del agua para la región (alrededor de 30 °C), y otra evacuación, a principios de otoño -abril-mayo-, registrándose, en ese período, temperaturas de entre 30 °C y 17,5 °C en el agua del embalse (Figura 3D y 7). No se observó evacuación gonadal en el período de incremento de temperatura del agua tal como se registra en el Balneario Bagliardi y Punta Piedras.

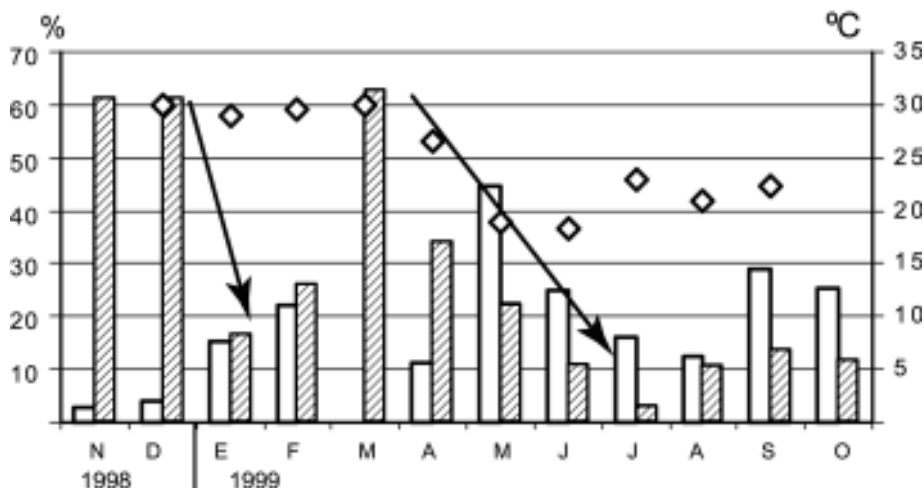


Figura 7. Variación temporal en el ciclo de *Limnoperna fortunei* en Embalse de Yacyretá, Corrientes, Argentina. Porcentaje de oocitos mayores de 60 µm (barra rayada) y menores de 20 µm (barra blanca); las flechas indican los momentos de liberación de gametas (datos de Taraborelli y otros, inéditos).

La mayoría de los autores coinciden en resaltar que el principal factor regulador del ciclo de vida de esta especie es la temperatura. Otro factor, mencionado por Morton (1982), es la disponibilidad de oxígeno disuelto. Aunque los estudios reseñados correspondientes al sudeste de Asia, como los referidos a la Región Neotropical, no son completos, ni espacial ni temporalmente, como para reconocer un patrón definido del ciclo de vida de *Limnoperna fortunei*, pueden reconocerse dos tendencias reproductivas:

(a) Tendencia en relación con el comportamiento reproductivo al producirse la invasión y su posterior adaptación al ambiente.

En la primera aproximación a su nuevo ambiente, a lo largo de casi todo el año, el mejillón dorado presenta un tejido gonádico en el "estadio 2: en desarrollo", inclusive en forma simultánea a la presencia de folículos en "estadio 4: maduras", y durante el período de evacuación gamética ("estadio 5"). De esta forma, como pudo observarse en el Balneario Bagliardi (Darrigran y otros, 1999), y para los primeros años del asentamiento en Porto Alegre (Mansur y Darrigran, comunicación personal), presenta un stock de gametas listas para madurar y evacuar en el momento en que el medio se adecue para ese fin. En este período no pueden describirse con facilidad picos máximos de evacuación gamética, por el contrario, son un continuo de pequeños picos. Posteriormente, aproximadamente a 3 años del primer asentamiento (Darrigran y otros, 2003), la población presenta un comportamiento de "sincronía" donde se definen picos reproductivos, tendiendo a observarse dos picos máximos de evacuación gamética a lo largo del año.

(b) Tendencia en relación con la continua formación gamética y el aumento de la homogeneidad térmica. En el recorrido de la invasión del mejillón dorado en la región Neotropical, el clima varía desde un clima templado a un clima subtropical. En este punto cabría esperarse que, a medida que se avance hacia un clima tropical en donde las temperaturas menores de 15 °C son poco frecuentes y duraderas a lo largo del año, los momentos de "estadio 5: gónadas evacuadas", a partir del cual se realizará la recuperación del tejido gonadal, son cortos, y los períodos de "estadio 2: en desarrollo" se extiendan en el tiempo.

REFERENCIAS

- CATALDO, D. & D. BOLTOVSKOY. 2000. Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the lower Paraná river and the Río de la Plata estuary (Argentina). *Aquatic Ecology* 34: 307-317.
- CHOI, S. S. & C. N. SHIN. 1985. Study on the early development and larvae of *Limnoperna fortunei*. *Korean J. Malacol.* 1 (1): 5-12.
- DARRIGRAN, G. 1991. Aspectos ecológicos de la malacofauna litoral del Río de la Plata. República Argentina. Trabajo de Tesis Doctoral n°568. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 238 pp. (INEDITO).
- DARRIGRAN, G. A.; M. C. DAMBORENEA & P. E. PENCHASZADEH. 1998. A case of hermaphroditism in the freshwater invading bivalve *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) from Rio de la Plata, Argentina. *Iberus* 16 (2): 99-104.
- DARRIGRAN, G.; P. PENCHASZADEH & M. C. DAMBORENEA. 1999. The reproductive cycle of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) from a neotropical temperate locality. *Journal Shellfish Research* 18(2): 361-365.
- DARRIGRAN, G.; C. DAMBORENEA; P. PENCHASZADEH & C. TARABORELLI. 2003. Adjustment of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae) after ten years of invasion in the Americas. *Journal Shellfish Research* 22 (1): 141-146.
- IWASAKI, K. & Y. URYU. 1998. Life cycle of a freshwater mytilid mussel, *Limnoperna fortunei*, in Uji River, Kyoto. *Venus* 572 (2): 105-113.
- LUBET, P. 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Revue des Travaux Institut Pêches Maritimes* 23(4): 339-548.
- LUBET, P. 1983. Experimental studies on the action of temperature on the reproductive activity of mussel (*Mytilus edulis* L. Mollusca, Lamelibranchia). *J. Mollusc. Stud. Suppl.* 12A: 100-105.
- MORTON, B. 1977. The population dynamics of *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia:

Mytilacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong. *Malacologia* 16(1): 165-182.

-MORTON, B. 1982. The reproductive cycle in *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) fouling Hong Kong's raw water supply system. *Oceanologia et Limnologia Sinica* 13: 312-324.

-Nichols, S. J. 1996. Variations in the reproductive cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia, and North America. *Amer. Zool.* 36: 311-325.

-PASTORINO G.; G. DARRIGRAN; S. M. MARTIN & L. LUNASCHI. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. *Neotropica* 39: 34.

-RAM, J. L.; P. P. FONG, & D. W. GARTON. 1996. Physiological aspects of Zebra Mussel reproduction: maturation, spawning, and fertilization. *Amer. Zool.* 36: 326-338.

-TARABORELLI, A. C.; C. DAMBORENEA; P. PENCHASZADEH & G. DARRIGRAN. 2002a. Ciclo gonadal del bivalvo invasor, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) en la localidad estuarial de Puntas Piedras, Río de la Plata, Argentina. Resúmenes: 138. V Congreso Latinoamericano de Malacología. 30/06/02 al 04/07/02. San Pablo, Brasil.

-TARABORELLI, A. C.; C. DAMBORENEA; P. PENCHASZADEH & G. DARRIGRAN. 2002b. Comparación del ciclo gonadal de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) entre poblaciones de una localidad de clima templado y una subtropical (Cuenca del Plata, Argentina). Resúmenes: 139. V Congreso Latinoamericano de Malacología. 30/06/02 al 04/07/02. San Pablo, Brasil.

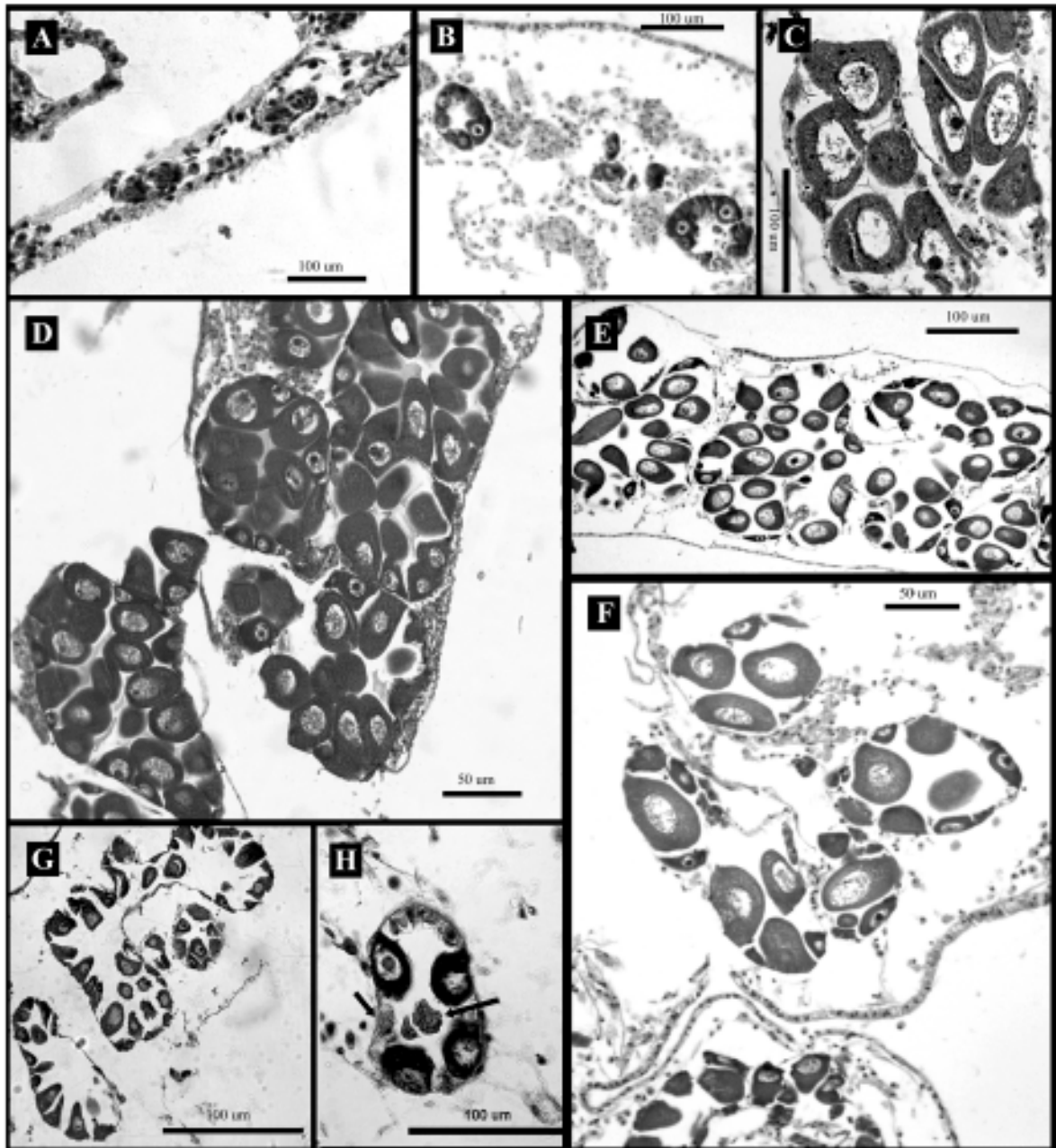


Lámina 1. Microfotografías de secciones del manto de hembras de *Limnoperna fortunei*. **A:** Estadio 1, primordios genitales; **B:** Estadio 1, oocitos con núcleo vesicular y nucleolo evidente alineados en el epitelio germinal; **C:** Estadio 2, folículos en desarrollo, sus paredes producen grandes oogonias pedunculadas; **D-E:** Estadio 4, folículos femeninos con oocitos separados de la pared, redondeados; **F:** Estadio 3, las oogonias en desarrollo se mantienen sujetas a la pared de los folículos e incrementan de tamaño; **G:** Estadio 5, folículos de tamaño reducido; **H:** Estadio 5, folículo en el que se detectan cuerpos amarillos (flecha).

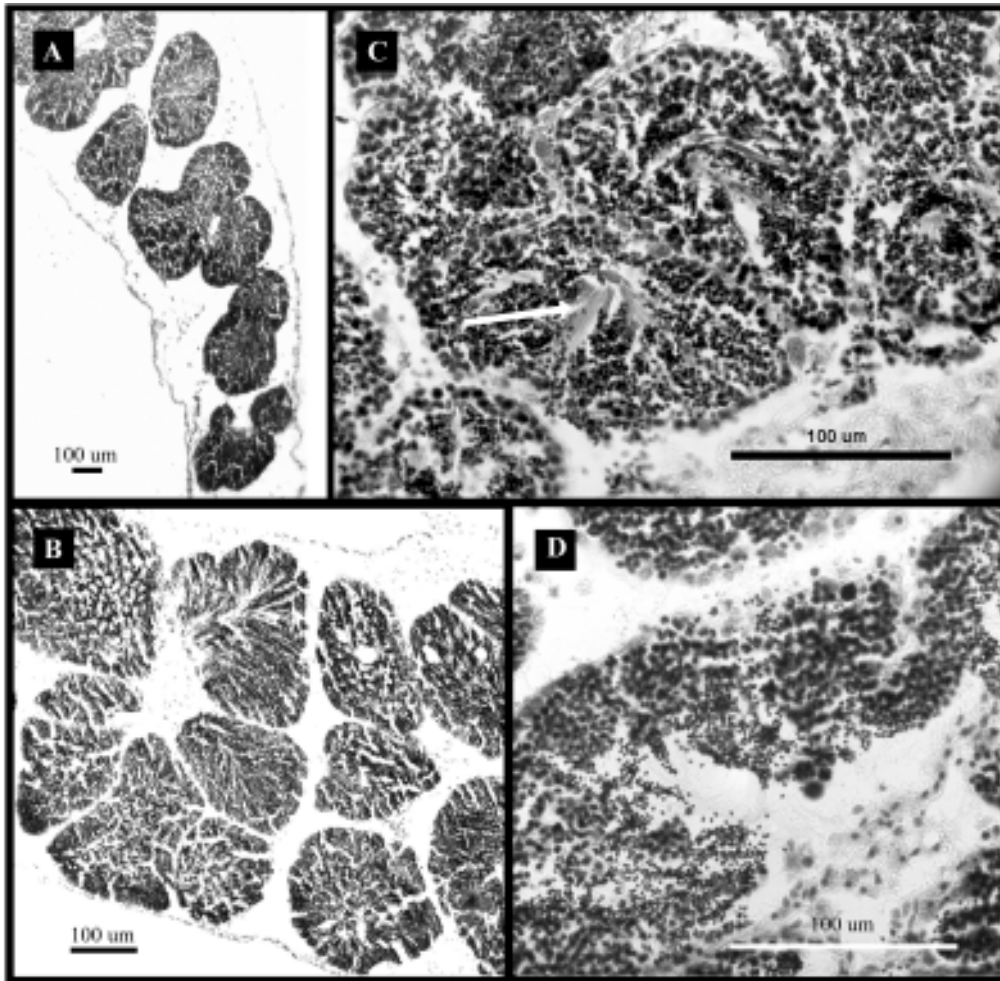


Lámina 2. Microfotografías de secciones del manto de machos de *Limnoperna fortunei*; **A:** Estadio 2, folículos con espermátidas en la luz; **B:** Estadio 3: folículos de mayor tamaño; **C:** Estadio 4, lumen central del folículo con abundantes espermatozoides (flecha); **D:** Estadio 5, folículos vacíos.

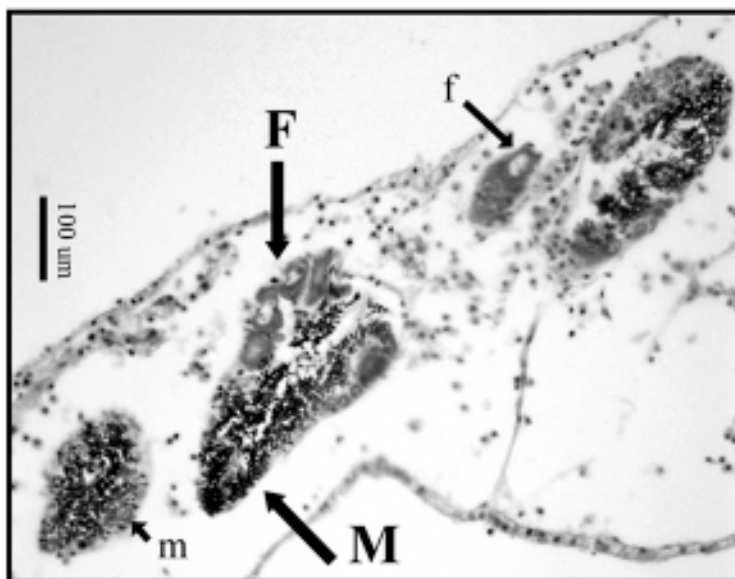


Lámina 3. Microfotografía del manto de un ejemplar hermafrodita de *Limnoperna fortunei*. Folículo mixto con desarrollo de oocitos (**F**) y espermatozoides (**M**), folículo únicamente masculino (**m**) y folículo únicamente femenino (**f**).