



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



FACULTAD DE
CIENCIAS
UDELAR | fcien.edu.uy



CENUR
Litoral Norte

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES
BIOLÓGICAS CLEMENTE ESTABLE



iibce



PEDECIBA



COMISIÓN
ACADÉMICA
DE POSGRADO

Tesis para optar por el título de Magíster en Ciencias Biológicas, sub-área Ecología

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Rol de los peces en el control de las poblaciones de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) y en la mitigación de sus efectos sobre la fauna bentónica nativa.



Gonzalo Hernández-Fripp

Autora: Lic. Ivana Silva Fripp

**Orientador: Dr. Iván González-Bergonzoni, Polo de Ecología Fluvial,
CENUR Litoral Norte, Udelar**

Tribunal

**Dra. Mariana Meerhoff, Dpto. de Ecología y Gestión Ambiental, Centro
Universitario Regional Este, Udelar**

Dr. Esteban Paolucci, Museo Argentino de Ciencias Naturales, CONICET

**Dr. Ariel Farías, Dpto. de Ecología y Gestión Ambiental, Centro
Universitario Regional Este, Udelar**

Fecha de defensa: 5 de Octubre 2020, Facultad de Ciencias, Mdeo

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecerle a Iván, por aceptar ser el orientador de esta tesis, por recorrer este camino conmigo y apoyarme en cada etapa, de principio a fin. Por resaltar mis fortalezas y motivarme para poder mejorar, poniéndose siempre en mi lugar y buscando la mejor forma de ayudarme en los momentos más complicados. Gracias por tener siempre un rato para dedicarme, a pesar de tener tantos compromisos y jornadas tan cargadas de trabajo. Fueron dos años sumamente disfrutables, en los que aprendí mucho y también me divertí. Por todo eso y más, muchas gracias...

Quisiera agradecerle a Mariana, Ariel y Esteban, por aceptar ser parte del tribunal y dedicar parte de su tiempo para evaluar esta tesis. Sus aportes fueron fundamentales para enriquecer este trabajo.

Gracias a Ani, por tantos mates y las largas charlas en el lab, y por estar siempre dispuesta a ayudarme. A los integrantes del Dpto. de Ecología y Biología Evolutiva del IIBCE, por todo el tiempo compartido.

También quisiera agradecerle a Cristhian Clavijo y Margenny Barrios, por ayudarme en la identificación taxonómica de varios grupos de macroinvertebrados. A Gonzalo por ayudarme con esta tesis y todos los trabajos generados en este tiempo, poniéndole color con sus creaciones.

A todos los integrantes del equipo URI (Joaco, Sami, Ani, Iván, Franco, Giancarlo, Passer y Nico) por todas las salidas de campo compartidas y por el apoyo constante en este camino.

Quiero agradecer a mis amigos y familia, por apoyarme en cada etapa, disfrutar de mis logros y bancarme cuando las cosas no se dieron como esperaba. Especialmente, a mamá y papá, por darme siempre el empuje necesario para seguir, por ser tan comprensivos, y por confiar siempre en mí.

Finalmente, agradezco a la Comisión Académica de Posgrado (CAP) y a PEDECIBA Biología por financiar esta tesis y dar apoyo en todo el proceso de realización.

ÍNDICE

RESUMEN	5
PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS	7
ANTECEDENTES GENERALES	9
<i>Invasiones biológicas: generalidades</i>	9
<i>Especies invasoras en ecosistemas de agua dulce: bivalvos incrustantes</i>	10
<i>Invasión del mejillón dorado en Sudamérica: introducción, impactos económicos y principales consecuencias ecosistémicas</i>	11
<i>Medidas de control y mitigación de los impactos provocados por el mejillón dorado: rol de los peces depredadores</i>	14
<i>Río Uruguay como sitio de estudio</i>	15
OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	16
<i>Objetivo general</i>	16
<i>Objetivos específicos</i>	16
<i>Hipótesis y predicciones</i>	17
CAPITULO 1: ROL DE LOS PECES DEPREDADORES SOBRE LAS POBLACIONES DEL MEJILLON DORADO.....	18
Introducción.....	18
<i>Descripción de especies de peces que se alimentan del mejillón dorado</i>	20
Metodología	20
Resultados.....	22
<i>Rol de los peces depredadores sobre las poblaciones del mejillón dorado</i>	24
Metodología	24
Resultados.....	27
Discusión	30
<i>Especies de peces nativas que se alimentan de mejillón dorado</i>	30
<i>Rol de los peces depredadores de mejillón dorado</i>	35
CAPITULO 2: EFECTOS DE LA INTERACCION PECES-MEJILLON DORADO SOBRE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTONICOS NATIVOS	37
Introducción.....	37
Metodología.....	38
Resultados	40
Discusión	51
<i>Comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos del bajo Río Uruguay</i>	51
<i>Composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos ante la presencia del mejillón dorado</i>	52

<i>Composición de la comunidad de macroinvertebrados nativos ante la presencia del mejillón dorado y de peces depredadores</i>	55
<i>Consideraciones sobre el diseño experimental</i>	57
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	58
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59
ANEXOS	77
<i>Anexo 1. Resumen de parámetros físico-químicos del río en cada muestreo realizado.</i>	77
<i>Anexo 2. Validación de cada uno de los modelos ajustados en Capítulo 1: gráficos de análisis de residuos.</i>	78
<i>Anexo 3. Prueba de homogeneidad de dispersión multivariada para análisis PERMANOVA realizado en Capítulo 2.</i>	80
<i>Anexo 4. Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) ajustados inicialmente para cada variable de respuesta analizada en Capítulo 2.</i>	80
<i>Anexo 5. Validación de cada uno de los modelos ajustados en Capítulo 2: gráficos de análisis de residuos.</i>	81

RESUMEN

Limnoperna fortunei, vulgarmente llamado “mejillón dorado asiático” ingresó por el Río de La Plata en la década del ‘90 y desde el año 2001 coloniza las aguas del Río Uruguay. Su asentamiento causa múltiples consecuencias ecosistémicas, como una disminución en la abundancia del plancton, mayor disponibilidad de nutrientes, aumento en la disponibilidad de materia orgánica, mayor complejidad estructural del hábitat, entre otras. Esto beneficia a varios grupos de macroinvertebrados bentónicos nativos, posiblemente, en detrimento de otros grupos. Asimismo, el mejillón dorado es depredado por varias especies de peces nativos que mitigan los impactos de esta invasión sobre los ecosistemas; sin embargo, es escasa la evidencia documentada al respecto. El objetivo de este trabajo fue evaluar el rol de los peces depredadores de *L. fortunei* en el control de sus poblaciones, así como determinar los efectos de la interacción peces-mejillón sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos del bajo Río Uruguay. Se realizaron muestreos de peces en seis sitios, analizando su contenido estomacal, y se estimó la importancia del mejillón en la dieta. Por otra parte, se utilizó un enfoque experimental *in situ*, utilizando módulos de exclusión de peces con sustratos artificiales, para el asentamiento de macroinvertebrados. Se realizaron muestreos periódicos, colectando mejillones y fauna bentónica asociada. Se comparó la densidad, biomasa y tamaño corporal de *L. fortunei* entre módulos (acceso vs. exclusión de peces) para el muestreo del día 181 (cuando los sustratos estuvieron completamente colonizados por mejillón), ajustando modelos lineales mixtos (LME, $\alpha=0.05$). Posteriormente, se evaluó la composición de la comunidad de macroinvertebrados a través de un PERMANOVA factorial de dos vías ($\alpha=0.05$), considerando el tratamiento (acceso vs. exclusión de peces) para dos diferentes muestreos, correspondientes al día 110 y día 181 (considerados como el antes y después del asentamiento masivo de mejillones en los sustratos). Finalmente, la densidad y riqueza de los macroinvertebrados nativos colectados, así como la abundancia de los grupos más frecuentes, fueron comparadas analizando el efecto del acceso vs la exclusión de peces, del tiempo previo y posterior al asentamiento masivo del mejillón en los sustratos, y de su interacción, a través de modelos lineales generalizados mixtos (GLMM, $\alpha=0.05$). A raíz de los muestreos de peces, se encontró que el 35% de las especies colectadas consumen mejillón dorado, y un 13% de las mismas, lo ha incorporado como un ítem importante en su dieta. Asimismo, a través del experimento *in situ* se encontró que en presencia de peces, se redujo la densidad (reducción promedio del 69%), la biomasa (reducción promedio del 87%) y el tamaño de *L. fortunei* (reducción promedio del 30%). El acceso de peces depredadores a los sustratos, contribuyó indirectamente a mitigar los posibles efectos negativos de este bivalvo, recuperando la densidad total de los taxa nativos, las abundancias de gasterópodos y dípteros, así como también evitando cambios significativos en la estructura comunitaria de macroinvertebrados bentónicos. Por ello, la interacción depredador-presa entre peces y *L. fortunei*, parece ser un factor relevante para mitigar alguno de los principales impactos que este mejillón genera sobre las comunidades bentónicas. Por tanto, aquí se enfatiza la conservación de especies de peces nativas, como una medida prioritaria en el manejo de esta invasión.

ABSTRACT

Limnoperna fortunei, commonly called "golden mussel", entered through the Río de La Plata in the 1990s and since 2001 it colonizes the waters of the Uruguay River. Its settlement causes multiple ecosystem consequences, such as a decrease in the abundance of plankton, greater availability of nutrients, increased availability of organic matter, greater structural complexity of the habitat, among others. This benefits several groups of native benthic macroinvertebrates, possibly to the detriment of other groups. Likewise, the golden mussel is preyed upon by several species of native fish that mitigate the impacts of this invasion on ecosystems; however, there is little documented evidence in this regard. The objective of this work was to evaluate the role of predatory fish of *L. fortunei* in the control of their populations, as well as to determine the effects of the fish-mussel interaction on the community of benthic macroinvertebrates native to the lower Uruguay River. Fish were sampled at six sites, analyzing their stomach content, and the importance of the mussel in the diet was estimated. On the other hand, an *in situ* experimental approach was used, using fish exclusion modules with artificial substrates, for the settlement of macroinvertebrates. Periodic samplings were carried out, collecting mussels and associated benthic fauna. Density, biomass and body size of *L. fortunei* were compared between modules (access vs. exclusion of fish) for the sampling on day 181 (when the substrates were completely colonized by mussels), adjusting linear mixed models (LME, $\alpha=0.05$). Subsequently, the composition of the macroinvertebrate community was evaluated through a two-way factorial PERMANOVA ($\alpha=0.05$), considering the treatment (access vs. exclusion of fish) for two different samplings, corresponding to day 110 and day 181 (considered as the before and after the massive settlement of mussels in the substrates). Finally, the density and richness of the collected native macroinvertebrates, as well as the abundance of the most frequent groups, were compared by analyzing the effect of access vs. exclusion of fish, of the time before and after the massive settlement of the mussel in the substrates, and their interaction, through mixed generalized linear models (GLMM, $\alpha=0.05$). As a result of the fish samplings, it was found that 35% of the species collected consume golden mussel, and 13% of them have incorporated it as an important item in their diet. Likewise, through the *in situ* experiment it was found that in the presence of fish, the density (average reduction of 69%), biomass (average reduction of 87%) and the size of *L. fortunei* (average reduction of 30%) were reduced. The access of predatory fish to the substrates, indirectly contributed to mitigate the possible negative effects of this bivalve, recovering the total density of native taxa, the abundances of gastropods and dipterans, as well as avoiding significant changes in the community structure of benthic macroinvertebrates. Therefore, the predator-prey interaction between fish and *L. fortunei* seems to be a relevant factor to mitigate some of the main impacts that this mussel generates on benthic communities. Therefore, the conservation of native fish species is emphasized here as a priority measure in the management of this invasion.

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Los principales resultados de esta tesis han sido y están en proceso de ser publicados en revistas científicas arbitradas internacionales (Silva *et al.*, aceptado en *Hydrobiología*; González-Bergonzoni *et al.*, 2020) así como en revistas nacionales (Silva *et al.*, en revisión INNOTECH) y también han sido presentados en diferentes eventos. Asimismo, parte de los resultados obtenidos en este trabajo, representaron un insumo para los capítulos de libro que se detallan abajo.

A continuación, se detallan las publicaciones mencionadas:

Publicaciones en revistas científicas

SILVA, I., BRUGNOLI, E., CLAVIJO C., D'ANATRO, A., NAYA, D., TEIXEIRA DE MELLO, F., TESITORE, G. & GONZÁLEZ-BERGONZONI, I. 2020. "Interacciones ecológicas entre el mejillón dorado y macroinvertebrados bentónicos nativos en el Río Uruguay". *INNOTECH-LATU*. **Sometido el 07/09/2020.**

SILVA, I., NAYA, D., TEIXEIRA DE MELLO, F., D'ANATRO A., TESITORE, G.; CLAVIJO, C. & GONZÁLEZ-BERGONZONI, I. 2020. "Fish vs. Aliens: Predatory fish regulate the populations of *Limnoperna fortunei* mitigating its impacts over macroinvertebrates communities." *Hydrobiología*. **Aceptado para su publicación el 19/09/2020.**

GONZÁLEZ-BERGONZONI, I., **SILVA, I.**, TEIXEIRA DE MELLO, F., D'ANATRO, A., BOCCARDI, L., STEBNIKI, S., BRUGNOLI, E., TESITORE, G., VIDAL, N. & NAYA, D. 2020. "Evaluating the role of predatory fish controlling the invasion of the Asian golden mussel (*Limnoperna fortunei*) in a subtropical river." *Journal of Applied Ecology* 57: 717–728 pp.

Capítulos de libros nacionales

BRUGNOLI, E., PEREIRA, J., FERRER, C.; **SILVA, I.**, CAPURRO, L., MACHADO, A.L., CLEMENTE, J., BOCCARDI, L., MARRONI, S., FABIÁN, D., REY, F., DABEZIES, MA. J., GONZÁLEZ-BERGONZONI, I., NAYA, D., D'ANATRO A., TEIXEIRA DE MELLO, F., MARTÍNEZ, C., GOYENOLA, G., IGLESIAS, C. & MUNIZ, P. 2020. "*Limnoperna fortunei* (mejillón dorado): características bióticas, distribución, impactos y manejo poblacional en Uruguay" Libro "Especies exóticas invasoras en Uruguay: Distribución, impactos socio-ambientales y estrategias de gestión". RETEMA/UdelaR, CEEI, Mvotma, Mdeo. Capítulo 8: 119-140pp. **En proceso de edición.**

BRUGNOLI E., GONZÁLEZ-BERGONZONI, I., PAOLUCCI, E., RUBIO, L., MUNIZ, P., SOMMA, A., IGLESIAS, C., ABELANDO, M., CAPURRO, L., FABIÁN, D., MACHADO, A. L., OCHI-AGOSTINI, V. & **SILVA, I.** (en preparación). "Mejillón dorado, comunidades bentónicas e interacciones tróficas en el Río Uruguay. Experimento de exclusión *in situ* como caso de estudio". Capítulo en preparación, para ser publicado en Libro "*Limnoperna fortunei*

(mejillón dorado) en Uruguay; investigación y bases técnicas para su manejo y mitigación". Derivado de Simposio "Ecología y Manejo del molusco invasor *Limnoperna fortunei* en Uruguay" realizado en CETEC-UTE, Montevideo en Diciembre de 2019.

Presentaciones en eventos

SILVA, I., NAYA, D., D'ANATRO, A., TESITORE, G., TEIXEIRA DE MELLO, F., STEBNIKI, S., PAIS, J., BRUGNOLI, E., GONZÁLEZ-BERGONZONI, I. 2019. "Mejillón dorado, comunidades bentónicas e interacciones tróficas en el Río Uruguay". Simposio: "Ecología y manejo del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (mejillón dorado) en Uruguay" CSIC, UTE, Comité de Especies Exóticas Invasoras (DINAMA-MVOTMA), Latitud-Fundación LATU.

SILVA, I., GONZÁLEZ-BERGONZONI, I., D'ANATRO, A., TESITORE, G., TEIXEIRA DE MELLO, F., STEBNIKI, S., PAIS, J., VIDAL, N., BRUGNOLI, E., NAYA, D. 2018. "Efecto de la interacción peces-mejillón dorado sobre la estructura de las tramas tróficas bentónicas del Río Uruguay: una aproximación experimental *in situ*." Jornadas sobre Biodiversidad en el corredor Río Uruguay. Tipo de presentación: Póster, Expositor: Ivana Silva, Paysandú, 10-11 de Octubre, 2018.

SILVA, I., GONZÁLEZ-BERGONZONI, I., D'ANATRO, A., TESITORE, G., TEIXEIRA DE MELLO, F., STEBNIKI, S., PAIS, J., VIDAL, N., BRUGNOLI, E., NAYA, D. 2018. "Efecto de los peces y el mejillón dorado (*L. fortunei*) sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y el sustento energético de las redes tróficas en el Río Uruguay" V Congreso Uruguayo de Zoología, Tipo de presentación: Oral. Expositor: Ivana Silva, Montevideo, 9-14 de Diciembre, 2018.

ANTECEDENTES GENERALES

Invasiones biológicas: generalidades

Actualmente, después de la destrucción del hábitat, las invasiones biológicas representan el factor más importante para la pérdida de biodiversidad en el mundo (Williamson, 1996; Vitousek 1996; Leung *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2016; Mačić, *et al.*, 2018) y uno de los principales motores del cambio global (Dukes & Mooney, 1999; Mooney & Hobbs, 2000; Hulme, 2017). En este sentido, la introducción de especies efectuada por el hombre (de forma intencional o accidental) no es una actividad contemporánea, sino que es un fenómeno muy antiguo, ya que muchos organismos han acompañado a los humanos en sus rutas migratorias a lo largo del tiempo (Hurles *et al.*, 2003; Gallardo & Vila, 2019). Sin embargo, la globalización, entendida en parte, como los avances tecnológicos en los medios de transporte, el auge del turismo y el comercio internacional, han potenciado la transferencia de especies de un lugar a otro (Hulme, 2009; Capdevila *et al.*, 2013; Capinha *et al.*, 2015), provocando así, el dramático aumento en las tasas de introducción (Mooney & Hobbs, 2000; Darrigran *et al.*, 2008; Seebens *et al.*, 2017). Este aumento resulta ser muy significativo, ya que el elevado número de organismos que se traslada en la actualidad, incrementa la probabilidad de que algunos puedan llegar a atravesar los filtros impuestos, convirtiéndose así, en posibles invasores (Seebens *et al.*, 2017; Seebens *et al.*, 2018).

Una especie puede considerarse invasora cuando logra atravesar cuatro barreras esenciales: transporte, introducción, establecimiento y dispersión de la población (Blackburn *et al.*, 2011; García, 2016). Luego de ello, las especies introducidas pueden naturalizarse e integrarse en el nuevo territorio y, posteriormente, causar impactos negativos para el mismo, tanto a nivel ecológico como económico y/o social (Mack *et al.*, 2000; Lockwood *et al.*, 2007; Ochipinti-Ambrogui, 2007).

A nivel ecosistémico, las especies invasoras pueden afectar los sistemas naturales de múltiples maneras, incluyendo impactos sobre las propiedades físicas del medio, las interacciones entre los organismos, alteraciones de los ciclos biogeoquímicos, entre otras (Carlton, 1989; Pimentel *et al.*, 2000; Mooney y Hobbs, 2000; Mack *et al.*, 2000; Pimentel *et al.*, 2002; Simberloff *et al.*, 2013). Específicamente, las especies introducidas, generalmente carecen de enemigos naturales en el ecosistema receptor, y tienden a desplazar a las especies de una comunidad, volviéndose dominantes y provocando la homogenización de la biota (Moyle & Light, 1996; Gao & Li, 2006).

Por otra parte, son varias las especies que causan pérdidas económicas significativas, por ejemplo, inutilizando la infraestructura de las principales industrias de un país o región (véase Connelly *et al.*, 2007; Cook *et al.*, 2007; Perepelizin & Boltovskoy, 2014); representando una amenaza para la salud humana, transmitiendo enfermedades y/o produciendo biotoxinas (Mazza *et al.*,

2014); o reduciendo enormemente el valor de los servicios prestados por los ecosistemas (Pimentel *et al.*, 2005; Charles & Dukes, 2008). En este sentido, se ha demostrado que varias especies invasoras, pueden afectar gravemente a las pesquerías, a través del desplazamiento de especies nativas de importancia comercial (e.g. Shiganova *et al.*, 2001; Walton *et al.*, 2002; Sullivan *et al.*, 2003), o generar fuertes impactos agrícolas, perjudicando la producción de distintos tipos de cultivos (e.g. Halwart, 1994; Raut & Barker, 2002). Finalmente, también se ha comprobado que otros organismos invasores pueden afectar y reducir el simple valor estético de ecosistemas (e. g. Engeman *et al.*, 2003; Eiswerth *et al.*, 2005).

Especies invasoras en ecosistemas de agua dulce: bivalvos incrustantes

En la actualidad, es sabido que la mayoría de los ecosistemas están siendo afectados en mayor o menor medida por invasiones biológicas (Williamson, 1998; Parker *et al.*, 1999; Gallardo *et al.*, 2016; Mollot *et al.*, 2017). Particularmente, estas invasiones representan una importante amenaza para la integridad de los sistemas acuáticos. Las especies pueden ser transportadas tanto a escala local, como regional e incluso a nivel global, por medio de varios vectores, principalmente, a través de las embarcaciones (e.g. organismos transportados a través del agua de lastre o adheridos a sus cascos), escapes accidentales por proyectos de acuicultura, liberaciones intencionales por actividades recreativas, entre otras (Holeck *et al.*, 2004). En este sentido, numerosas especies de distintos grupos de organismos, han sido transportadas a través de estos u otros vectores, invadiendo exitosamente muchos ambientes marinos y dulceacuícolas (Locke *et al.*, 1993; Gollasch, 1999).

Los ecosistemas de agua dulce son particularmente vulnerables a las invasiones biológicas (Kolar & Lodge, 2000; Rahel, 2002; Strayer, 2010), y su biodiversidad ha declinado más rápidamente que la de los ecosistemas marinos (Mills *et al.* 1993; Strayer *et al.*, 1999; Bampfylde *et al.*, 2010). Esta vulnerabilidad es explicada en parte, por la alta conectividad de las cuencas de drenaje, que, en muchos casos, pueden actuar como 'sumideros' de materiales, favoreciendo la captura, y facilitando la difusión de agentes invasores a lo largo de los cuerpos de agua (Malmqvist & Rundle, 2002; Zedler & Kercher, 2004).

Los invertebrados, y en particular los moluscos, representan importantes invasores de los sistemas dulceacuícolas (Kappes & Haase, 2011). En especial, los bivalvos incrustantes, tienen gran relevancia y han logrado expandir sus poblaciones, colonizando diversos ambientes (Carlton, 1992; Ricciardi, 1998; Strayer *et al.*, 1999). Uno de los casos más estudiados es el de la especie *Dreissena polymorpha*, conocida vulgarmente como "mejillón cebra". Este bivalvo invasor, ha colonizado extensas áreas en el hemisferio norte, provocando importantes daños ecológicos y socioeconómicos (e.g. Mackie, 1991; Maclsaac, 1996; O'Neill Jr, 1997; Karatayev *et al.*, 2007; Connelly *et al.*, 2007). Particularmente, el estudio de las consecuencias de su colonización

masiva en diferentes territorios, ha demostrado que el impacto de una invasión biológica se puede extender a distintos niveles del ecosistema (MacIsaac 1996; Strayer *et al.* 1999; Karatayev *et al.* 2002; Grosholz 2002), en donde el invasor puede actuar como un agente estructural dominante (Crooks, 2002). En este sentido, la presencia de *D. polymorpha*, suele alterar la estructura trófica del sistema (Karatayev *et al.*, 2002; Feyrer *et al.*, 2003; Barnard *et al.*, 2006), debido a que, a través de la filtración del plancton (Caraco *et al.*, 1997), puede controlar la disponibilidad de recursos para la fauna nativa. Asimismo, el aumento en la transparencia del agua (por medio de las altas tasas de filtración), en conjunto con la formación de densas capas de conchas que, a su vez, albergan altas densidades de otros invertebrados, son causantes de la alteración en el hábitat físico del ecosistema invadido (Skubinna *et al.*, 1995, Ricciardi *et al.*, 1997).

Invasión del mejillón dorado en Sudamérica: introducción, impactos económicos y principales consecuencias ecosistémicas

Una situación similar a la que ocurre con *D. polymorpha* en el hemisferio norte, parece darse también en los ecosistemas de agua dulce de América del Sur, con la invasión del “mejillón dorado”, *Limnoperna fortunei* (Darrigran & Escurra de Drago, 2000; Darrigran & Damborenea, 2011). Esta especie, nativa de ríos y arroyos de China y el sudeste asiático, comenzó a invadir Hong Kong en el año 1965 (Morton, 1973) y posteriormente se registró en Japón y Taiwán para la década del 1990 (Kimura 1994; Ricciardi, 1998). El primer registro de este bivalvo en la región Neotropical fue en el año 1991, en el Río de La Plata (Pastorino *et al.*, 1993), y se cree que su introducción se produjo accidentalmente, con la descarga de agua de lastre de buques mercantes, provenientes de Asia (Darrigran & Pastorino en 1995). Posteriormente, esta especie comenzó una rápida dispersión aguas arriba, registrándose por primera vez en el bajo Río Uruguay en 2001 (Brugnoli *et al.*, 2006) y luego continuó extendiéndose hacia el norte y el oeste. Actualmente, este bivalvo invasor se ha convertido en la especie bentónica dominante de varios afluentes de la cuenca del Río de La Plata y de las cuencas de los ríos San Francisco, Guaíba, Tramandaí, Patos-Merín y Mar Chiquita (Oliveira *et al.*, 2015; Barbosa *et al.*, 2016). En este sentido, según los últimos registros, *L. fortunei* está presente en cinco países sudamericanos: Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay (CBEIH, 2015; Oliveira *et al.*, 2015; Barbosa *et al.*, 2016). Asimismo, la colonización de otras grandes cuencas de América del Sur y Central por parte de este mejillón, parece ser sólo cuestión de tiempo (Boltovskoy *et al.*, 2006), ya que las condiciones ambientales en otros grandes ríos (e.g. Amazonas, Orinoco, entre otros) también parecen ser adecuadas para el desarrollo de esta invasión (Souza Campos *et al.*, 2014; Boltovskoy, 2015).

El éxito en la dispersión y asentamiento del mejillón dorado, está dado por varias características biológicas de la especie. Estos bivalvos, de hábito

epifaunal, son organismos dioicos, de fertilización externa, que producen altas cantidades de larvas de vida libre. Estas larvas, presentan varios estadios de desarrollo y, una vez llegado al último estadio larval (larva Planígrada) (Ezcurra de Drago *et al.*, 2006), el animal presenta la capacidad de fijarse en distintos tipos de sustrato duro, por medio de un fuerte biso (Darrigran, 2002). En este sentido, la especie puede asentarse fácilmente en el nuevo sitio, formando agregaciones de miles de individuos por metro cuadrado, en un corto periodo de tiempo (Brugnoli & Clemente, 2005) o trasladarse por medio de su fijación a pequeñas embarcaciones, causando una dispersión acelerada (Morton, 1979) hacia sistemas donde este mejillón no podría acceder sin considerar el factor antrópico (e.g. colonización de Laguna del Sauce, Maldonado, Clemente *et al.*, 2015).

Debido a su gran capacidad de adhesión, individuos de *L. fortunei* pueden encontrarse adheridos a sustratos naturales (e.g. vegetación, troncos, rocas e incluso en otros organismos como moluscos y crustáceos) y a sustratos artificiales como estructuras de hierro, cemento, plástico, entre otros (Darrigran & Ezcurra de Drago, 2000). En este sentido, la invasión del mejillón dorado ha tenido un fuerte impacto socioeconómico, convirtiéndose en un problema para las industrias y centrales hidroeléctricas que utilizan el agua de río para los distintos procesos que se efectúan en las mismas. El asentamiento de este bivalvo, causa el denominado *macrofouling*, entendido como la adherencia y acumulación de organismos sobre sustratos artificiales, que están en contacto con el agua (Brugnoli *et al.*, 2006). De esta forma, se afecta a los sistemas de enfriamiento, obstruyendo diferentes tipos de filtros y causando daños a las plantas de purificación de agua (Cataldo *et al.*, 2003; Brugnoli *et al.*, 2006; Boltovskoy *et al.*, 2015). Además, la colonización masiva de *L. fortunei* también genera importantes pérdidas para las embarcaciones, ya que pueden adherirse a los cascos, así como a otras partes sumergidas o en contacto con el agua (filtros, hélices, válvulas, entre otros), acelerando los procesos de corrosión y afectando así su funcionamiento e hidrodinámica (Pérez, 2012).

Aunque los impactos económicos de esta invasión son bien conocidos para la región y el país, las consecuencias sobre los ecosistemas son más difíciles de establecer y cuantificar. Los impactos que implica la presencia de *L. fortunei* sobre el ambiente, se deben fundamentalmente a su actividad filtradora que consecuentemente, puede afectar otros niveles del ecosistema. En este sentido, varios estudios se han centrado en evaluar los efectos del mejillón dorado sobre la abundancia y composición del plancton (Sylvester *et al.*, 2005; Cataldo *et al.*, 2012a), destacando que la colonización masiva por parte de este invasor, conlleva un aumento exponencial en el número de individuos por metro cuadrado y, por ende, a un aumento significativo en las tasas de filtración (Sylvester *et al.*, 2005). Esto, produce una disminución de las poblaciones de fitoplancton y zooplancton, aumentando así la disponibilidad de nutrientes (principalmente fosfatos y nitratos) (Cataldo *et al.*, 2012a) y la transparencia del agua, dada por una menor cantidad de material en suspensión (Ricciardi *et al.*, 1997; Boltovskoy *et al.*, 2009). Asimismo, la disponibilidad de nutrientes, en conjunto con el aumento en la claridad del agua (y un mayor acceso a luz

solar), podría permitir el desarrollo de plantas sumergidas a profundidades mayores (Boltovskoy *et al.*, 2009), alterando de esta forma, el equilibrio natural de los cursos de agua dulce. El incremento en la abundancia de estas plantas, ha sido demostrado mayormente ante la invasión del mejillón cebra en ecosistemas del hemisferio norte (Strayer *et al.*, 1999; Caraco *et al.*, 1997; 2006); sin embargo, debido a que *L. fortunei* comparte varios rasgos biológicos y características ecológicas con *D. polymorpha*, se sugiere que la presencia del mejillón dorado, podría generar un impacto ambiental similar sobre las macrófitas sumergidas en los ecosistemas de América del Sur (Boltovskoy *et al.*, 2009).

El material particulado extraído de la columna de agua por parte de los mejillones, es posteriormente transferido al sustrato bentónico en forma de heces y pseudoheces; lo cual implica un enriquecimiento del fondo del río con materia orgánica, modificando así los patrones de sedimentación del ambiente (Welker & Walz, 1998; Strayer *et al.*, 1999). En este sentido, la modificación del sustrato, genera mayor disponibilidad de alimento (heces y pseudoheces) y refugio, debido a la complejidad estructural aportada por las agregaciones de mejillones (Darrigran *et al.*, 1998; Darrigran 2002; Sylvester *et al.*, 2007a; Sardiña *et al.*, 2008). Estos cambios estructurales, implican consecuencias sobre la fauna bentónica nativa. Particularmente, muchos estudios describen al mejillón dorado como un facilitador de varios grupos de macroinvertebrados bentónicos (e.g. Oligochaeta, Nematoda o Hirudinea), viéndose beneficiados por una mayor disponibilidad de recursos alimenticios y refugio ante depredadores, aumentando su abundancia, en sitios colonizados (Sylvester *et al.*, 2007a; Boltovskoy & Correa, 2015; Duchini *et al.*, 2018).

Por otra parte, además de los efectos considerados como positivos sobre algunos grupos de macroinvertebrados nativos, la literatura sugiere que probablemente esta invasión, genera importantes impactos negativos sobre otros grupos. Mansur *et al.* (1999) y Mansur *et al.* (2003) reportaron el asentamiento de *L. fortunei* sobre otros bivalvos nativos, provocando posiblemente una disminución de estos moluscos, debido al impedimento para abrir y cerrar sus valvas. Asimismo, otros autores han informado que en el Río Paraná este mejillón, tiene la capacidad de fijarse a cangrejos nativos, e incluso, pueden adherirse a individuos de menor peso y longitud (Lopes, 2009; Rojas Molina & Williner, 2013). Por último, Linares *et al.* (2017) destacan que la presencia conjunta de *L. fortunei*, con otro bivalvo invasor como *Corbicula fluminea* en varios reservorios colonizados en Brasil, puede disminuir las abundancias de algunos grupos como Chironomidae o Oligochaeta. Sin embargo, estos estudios se basan únicamente en la inspección visual e individual de organismos afectados por la invasión, o en la evaluación conjunta de los impactos generados con otras especies invasoras. Por lo tanto, el real impacto de la invasión de *L. fortunei* sobre la fauna bentónica nativa, parece ser, en gran medida, aún desconocido.

La presencia del mejillón dorado en los ecosistemas, puede afectar incluso a los niveles más altos de la estructura trófica. En este sentido, *L. fortunei*,

representa una fuente de alimento nueva y abundante para muchas especies de peces nativos en varios sistemas invadidos de Sudamérica. Dentro de estas especies se incluye a las bogas (*Megaleporinus obtusidens* y *Leporinus striatus*), sábalo (*Prochilodus lineatus*) y varias especies de Siluriformes como viejas de agua, armados y bagres (véase Montalto *et al.*, 1999, Ferriz *et al.*, 2000, Penchaszadeh *et al.*, 2000, Cataldo *et al.*, 2002; García & Protogino, 2005; Oliveira *et al.*, 2010; Cataldo, 2015; López-Rodríguez *et al.*, 2019a; de Ávila-Simas *et al.*, 2019). Por otra parte, además de peces adultos, se ha demostrado en varios estudios que las larvas y juveniles de varias especies, pueden consumir grandes cantidades de larvas de tipo velíger de *L. fortunei* (Paolucci *et al.*, 2007; 2015; 2017); específicamente, Paolucci *et al.*, (2015) encontraron que 18 de las 25 especies de peces de la cuenca del Río de La Plata consumen larvas de mejillón dorado y, particularmente, se ha evidenciado que siete de las 12 especies que pertenecen al Río Uruguay (embalse de Salto Grande) consumieron estas larvas (Paolucci *et al.*, 2017). Por lo tanto, se sugiere que el impacto de la invasión de es de tal magnitud, que una vez colonizado el sitio, algunas especies pueden adaptarse a este nuevo recurso, llegando a consumirlo de forma frecuente y abundante y, por tanto, generar importantes cambios en su dieta. Finalmente, se ha sugerido que algunas especies de mamíferos acuáticos, reptiles, aves y macroinvertebrados (e.g. crustáceos), pueden consumir *L. fortunei* (Darrigran *et al.*, 1998, Sylvester *et al.*, 2007a, b). Sin embargo, debido a su abundancia y biomasa, los peces son el grupo más beneficiado por este nuevo recurso alimenticio y quienes parecen ejercer la presión de predación más importante sobre este bivalvo invasor.

Medidas de control y mitigación de los impactos provocados por el mejillón dorado: rol de los peces depredadores

Las consecuencias sobre los ecosistemas e implicancias a nivel socioeconómico ya conocidas, o por conocer, de esta invasión, han despertado gran interés por evaluar y reforzar medidas de prevención o, en su defecto, medidas de mitigación y control de los impactos provocados por las poblaciones de *L. fortunei*. En particular, muchos estudios se han centrado en las formas de erradicar los mejillones, manteniendo las instalaciones y construcciones humanas en las mejores condiciones posibles. En este sentido, se han propuesto varios métodos químicos, como el uso de pinturas antiincrustantes y biocidas disueltos y microencapsulados (Brugnoli *et al.*, 2006; Bellotti *et al.*, 2007; Calazans *et al.*, 2013; Claudi & de Olivera, 2015); en conjunto con métodos mecánicos, como el raspado manual de las superficies (Brugnoli *et al.*, 2012).

Estos métodos son factibles y efectivos en la remoción de mejillones en sustratos artificiales, sin embargo, parece poco probable que los mismos puedan aplicarse con el fin de mitigar los efectos negativos de *L. fortunei* a nivel del ecosistema. En este complejo escenario, y existiendo evidencia

científica de que varias especies de peces nativos pueden ejercer presión de predación sobre este bivalvo, surge la posibilidad de incluir a los peces depredadores como una medida de mitigación de los principales impactos del mejillón dorado y fomentar su conservación en los cursos de agua dulce.

En los últimos años, algunos trabajos se han centrado en evaluar el papel de los peces en la regulación de las densidades de *L. fortunei*, tanto de forma experimental (Xu *et al.*, 2015; de Melo Rosa *et al.*, 2019) como por medio de trabajos en campo (Sylvester *et al.*, 2007b; Nakano *et al.*, 2010). Específicamente, de Melo Rosa *et al.* (2019), mostraron a través de un experimento en instalaciones artificiales, que la especie *M. obtusidens* reduce significativamente las densidades del mejillón dorado en áreas confinadas, y que la misma depreda sobre todas las clases de tamaño de este bivalvo invasor. Asimismo, otros autores han destacado, por medio de estudios en campo, que los peces pueden reducir en más de un 70% las densidades de *L. fortunei* (Sylvester *et al.*, 2007b; Nakano *et al.*, 2010). Dada esta evidencia, se sugiere que el efecto directo de los peces sobre este invasor, podría consecuentemente, impactar sobre las comunidades bentónicas nativas (e.g. Duchini *et al.*, 2018).

Dada esta evidencia, parece importante conocer los efectos indirectos de la interacción depredador-presa entre peces y mejillón dorado sobre otros organismos, lo cual ayudaría a evaluar el rol específico de los peces en el control y mitigación de esta invasión; permitiendo implementar posibles medidas de gestión y manejo.

Río Uruguay como sitio de estudio

Uno de los sistemas dulceacuícolas sudamericanos afectados por la invasión de este mejillón, es el Río Uruguay. Este es el segundo afluente más importante del Río de La Plata, con una longitud aproximada de 1800 km, que abarca los territorios de Argentina, Brasil y Uruguay (Achkar *et al.*, 2013). Como se mencionó anteriormente, *L. fortunei* invade estas aguas desde el año 2001 y su colonización avanzó rápidamente (Brugnoli *et al.*, 2006), debido posiblemente, a la alta disponibilidad de sustratos rocosos en las costas del mismo, lo que implica una gran facilidad por parte de este invasor para asentarse en ellos.

En este río, se encuentran presentes varias especies de peces reportadas como consumidoras de mejillón dorado en otros ambientes (Sverlij *et al.*, 1998; Montalto *et al.*, 1999, Ferriz *et al.*, 2000, Penchaszadeh *et al.*, 2000, Cataldo *et al.*, 2002; García & Protogino, 2005; López-Rodríguez *et al.*, 2019a; Serra *et al.*, 2019). En este sentido, algunos estudios recientes en el Río Uruguay, enfocados en evaluar la dieta de grupos particulares de peces, también han registrado la presencia del mejillón en la dieta de varias de estas especies (véase en detalle en sección Introducción de Capítulo 1). Sin embargo, a la

fecha son pocos los estudios integrales donde se analice la comunidad de peces de este sistema de manera exhaustiva y donde se evalúe la contribución del mejillón dorado a la dieta de estos organismos (aunque véase de Ávila-Simas *et al.*, 2019). Asimismo, el efecto de la depredación de estos peces sobre las poblaciones de este invasor asentadas en el Río Uruguay, aún parece desconocido.

Por otra parte, si bien se han registrado interacciones puntuales entre el mejillón dorado y algunos macroinvertebrados bentónicos nativos del Río Uruguay, las cuales en su mayoría parecen ser negativas para los organismos nativos (véase en detalle en sección Introducción de Capítulo 2); no existen a la fecha estudios que cuantifiquen estos efectos ni los analicen en detalle. En este sentido, si bien se ha encontrado amplia evidencia científica sobre los efectos provocados por el mejillón sobre comunidades bentónicas de otros ríos de Sudamérica como el Paraná (e.g. Sylvester *et al.*, 2007a; Duchini *et al.*, 2018), parece interesante conocer cuál es la dinámica de este invasor en un río con características físico-químicas y componentes biológicos diferentes. Además, evaluar el efecto de la interacción entre peces y *Limnoperna* sobre la comunidad bentónica nativa de este río, podría dar pautas del verdadero rol de estos depredadores en la mitigación de los principales impactos provocados por esta invasión.

Por ello, en esta tesis, se realizó un estudio integral investigando a través de muestreos en el Río Uruguay bajo, cuáles son las especies de peces consumidoras de *L. fortunei*. Asimismo, a través de un experimento *in situ* llevado a cabo en este río, se analizó el papel de los peces en la reducción de las poblaciones de este mejillón, así como los efectos indirectos de esta interacción, sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos.

OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Objetivo general

Evaluar el efecto de los peces depredadores sobre las poblaciones de *Limnoperna fortunei*, así como determinar los efectos de la interacción peces-mejillón sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos del bajo Río Uruguay.

Objetivos específicos

1. a. Caracterizar las especies de peces nativas del Río Uruguay que consumen *L. fortunei*.
1. b. Analizar el efecto de los peces depredadores sobre las poblaciones de *L. fortunei*, asentadas en los litorales rocosos del bajo Río Uruguay.
2. Evaluar los efectos de la interacción depredador-presa entre peces y *L. fortunei*, sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos del bajo Río Uruguay.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis asociada a objetivo específico 1.a

En el Río Uruguay, existen diversas especies de peces que consumen *L. fortunei*, tal y como ocurre en otros sistemas invadidos por este bivalvo, y de similares características.

Predicción asociada

Debido a la alta disponibilidad de *L. fortunei* en el Río Uruguay, varias especies de peces nativos incorporarán este recurso en su dieta, consumiéndolo de forma frecuente y abundante.

Hipótesis asociada a objetivo específico 1.b

Las especies de peces nativos que se alimentan de *L. fortunei*, impactan negativamente sobre el mejillón dorado, reduciendo sus poblaciones.

Predicción asociada

La presión de predación ejercida por los peces sobre *L. fortunei*, permitirá una reducción significativa en la densidad, biomasa y tamaño de este mejillón.

Hipótesis asociada a objetivo específico 2

La presencia de peces depredadores de *L. fortunei* en el río, contribuye a reducir sus poblaciones y a mitigar alguno de sus impactos ecosistémicos (e.g. reduciendo la cantidad de materia orgánica acumulada, aumentando la disponibilidad de perifiton en los sustratos, entre otros). Estos impactos provocados por los depredadores sobre las colonias de mejillones, implican consecuentemente, efectos sobre la abundancia y riqueza de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos asentados en los sustratos.

Predicción asociada

La presencia de peces depredadores que reducen las poblaciones de *L. fortunei* en los sustratos, implicará indirectamente efectos sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos (e.g. aumento o disminución en abundancia y riqueza).

El presente trabajo consta de dos capítulos. El capítulo 1, abarca al primer objetivo específico, describiendo a las especies de peces nativos que consumen *L. fortunei* y evaluando el rol de los mismos sobre las poblaciones de este bivalvo, por medio de un enfoque experimental *in situ*. En el segundo capítulo, se analizan los efectos de los peces sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos, ante dos escenarios experimentales diferentes: ausencia (o bajas densidades) y presencia de mejillón en los sustratos. Esta aproximación permite evaluar en forma conjunta el efecto de la interacción entre peces y mejillón sobre la fauna bentónica nativa. Finalmente, se resaltan las principales conclusiones de ambos capítulos, así como las perspectivas a futuro, de forma integrada.

CAPITULO 1: ROL DE LOS PECES DEPREDADORES SOBRE LAS POBLACIONES DEL MEJILLON DORADO

Introducción

En los últimos años, se han realizado varios estudios enfocados en evaluar la dieta de grupos particulares de peces del Río Uruguay, luego de la invasión de *L. fortunei* en este río. En este sentido, se ha encontrado que muchos peces se han adaptado a la disponibilidad de este recurso en el ambiente, incorporándolo como un nuevo ítem en sus dietas.

Particularmente en el Río Uruguay bajo (área en la que se desarrolló este trabajo), se han llevado a cabo varias investigaciones, reportándose el consumo del mejillón por varias especies de peces. González-Bergonzoni *et al.* (2010) identificaron a *L. fortunei* como un ítem importante en la dieta del “armado” (*Pterodoras granulosos*), representando el 3.4% del volumen total. Posteriormente, Silva (2018) identificó que la especie *M. obtusidens* mostró un consumo de un 100% de mejillones considerando 2 diferentes épocas de muestreo (Abril y Noviembre de 2015) en tres sitios del Río Uruguay bajo. Asimismo, otros estudios realizados en el área (Tesitore, 2018; López-Rodríguez *et al.*, 2019a) identificaron nuevamente a *M. obtusidens* y *L. striatus* como grandes consumidoras de mejillón dorado (>90% del volumen total en ambos casos); además, Tesitore (2018) también reportó a las especies de “bagres” *Iheringichthys labrosus*, *Pimelodus maculatus* y *Pimelodus absconditus* como consumidoras de mejillón, aunque en menor proporción que las bogas. A su vez, un estudio reciente enfocado en evaluar la dieta de las “viejas de agua” (Siluriformes) del bajo Río Uruguay (Pais, 2019), registró que *Brochiloricaria chauliodon* se alimenta casi exclusivamente de *L. fortunei* (90% del volumen de su dieta), mientras que las especies *Hypostomus lapatae* e *Hypostomus uruguayensis* también consumieron mejillón, aunque en menor proporción (menos del 10% del volumen total) (Tabla 1).

Por otra parte, Cataldo (2015), identificó mejillones en el contenido estomacal de sábalos (*P. lineatus*). Asimismo, Paolucci *et al.* (2017) evidenciaron que varias especies de peces pertenecientes al embalse de Salto Grande (Río Uruguay medio), consumen larvas de tipo velíger de *L. fortunei*. Entre ella se encuentran *Pachyurus bonariensis* (“corvinita”), *Lycengraulis grossidens* (“sardina”), *Apareiodon affinis* (“virolo”) y *Catathyridium jenynsii* (“lenguado”), siendo ésta última especie una especialista en el consumo de larvas de mejillón en este sitio (representando más del 80% del volumen total de su dieta) (Tabla 1).

Finalmente, para el Río Uruguay alto (Brasil), un estudio reciente enfocado en analizar los peces que se alimentan de mejillón dorado (de Ávila-Simas *et al.* 2019), registró que 22 especies depredan sobre este bivalvo. Varias de ellas pertenecientes al Orden Characiformes (géneros *Acestrorhynchus*, *Astyanax*,

Schizodon, *Serrasalmus* y *Steindachnerina*), Perciformes (géneros *Crenicichla*, *Geophagus* y *Gymnogeophagus*), Cyprinodontiformes (*Cyprinus carpio*) y Siluriformes (géneros *Hypostomus*, *Iheringichthys*, *Loricariichthys*, *Paraloricaria*, *Parapimelodus* y *Pimelodus*) (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de peces consumidoras de *L. fortunei* en el Río Uruguay, ordenadas en base al Orden al cual corresponden: Char (Characiformes), Clu (Clupeiformes), Cypr (Cyprinodontiformes), Perc (Perciformes), Pleur (Pleuronectiformes), Silur (Siluriformes). Se informa la porción del río donde cada especie fue registrada y la fuente consultada. *Se destaca *C. carpio* por ser considerada una especie exótica invasora.

Orden	Especie	Sitio	Fuente	Orden	Especie	Sitio	Fuente	Orden	Especie	Sitio	Fuente
Char	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019	Cypr	<i>Cyprinus carpio</i> *	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019	Silur	<i>Hypostomus laplatae</i>	RU bajo	Pais, 2019
	<i>Apareiodon affinis</i>	RU medio	Paolucci et al., 2017	Perc	<i>Crenicichla celidochilus</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Hypostomus roseopunctatus</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019
	<i>Astyanax fasciatus</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Crenicichla jurubi</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Hypostomus uruguayensis</i>	RU alto y bajo	de Ávila-Simas et al., 2019; Pais, 2019
	<i>Astyanax lacustris</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Crenicichla minuano</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Iheringichthys labrosus</i>	RU alto y bajo	Tesitore, 2018; de Ávila-Simas et al., 2019
	<i>Megaleporinus obtusidens</i>	RU bajo	Silva, 2018; Tesitore, 2018; López-Rodríguez et al., 2019a		<i>Crenicichla missioneira</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Loricariichthys anus</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019
	<i>Leporinus striatus</i>	RU bajo	Tesitore, 2018; López-Rodríguez et al., 2019a		<i>Geophagus brasiliensis</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Paraloricaria vetula</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019
	<i>Prochilodus lineatus</i>	RU medio	Cataldo, 2015 (José Venzal, obs. Per.)		<i>Gymnogeophagus gymnogynys</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Parapimelodus valenciennes</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019
	<i>Schizodon nasutus</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Pachyrurus bonariensis</i>	RU medio	Paolucci et al., 2017		<i>Pimelodus absconditus</i>	RU bajo	Tesitore, 2018
	<i>Serrasalmus maculatus</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019	Pleur	<i>Catathyridium jenynsii</i>	RU medio	Paolucci et al., 2017		<i>Pimelodus atrobrunneus</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019
	<i>Steindachnerina brevipinna</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019	Silur	<i>Brochiloricaria chauliodon</i>	RU bajo	Pais, 2019		<i>Pimelodus maculatus</i>	RU alto y bajo	Tesitore, 2018; de Ávila-Simas et al., 2019
Clu	<i>Lycengraulis grossidens</i>	RU medio	Paolucci et al., 2017		<i>Hypostomus isbrios</i>	RU alto	de Ávila-Simas et al., 2019		<i>Pterodoras granulosus</i>	RU bajo	González-Bergonzoni et al., 2010

Si bien estos registros representan información valiosa acerca de las especies que consumen mejillón dorado, se necesitan más estudios que puedan incrementar el conocimiento sobre esta temática. Además, el rol que ejercen estos peces sobre las colonias de mejillones asentadas en este río, aún no se ha demostrado.

En este capítulo se identifican las especies de peces nativas pertenecientes al bajo Río Uruguay que consumen mejillón dorado y la contribución de este ítem a la dieta de cada especie. Además, por medio de un experimento *in situ*, se evalúa el rol de estos peces en la reducción de las poblaciones de este invasor.

Descripción de especies de peces que se alimentan del mejillón dorado

Metodología

Área de estudio y obtención de muestras

Se realizaron colectas de peces en seis sitios diferentes, ubicados en la porción inferior del Río Uruguay. Estos sitios se encuentran distribuidos a lo largo de un tramo de 300 km del río, abarcando de esta forma, uno de los focos de la invasión de *L. fortunei* más antiguos de la región (Figura 1). Los muestreos fueron realizados en dos campañas diferentes, con el objetivo de incluir la variación estacional y espacial, y para obtener el mayor número de especies posibles. La primera campaña, fue realizada en noviembre del año 2014 y abril de 2015, en el marco de los monitoreos de la comunidad de peces llevada a cabo por Facultad de Ciencias (Responsable Dr. Alejandro D'Anatro) de la UdelaR, encomendado por la empresa UPM S.A, muestreando únicamente tres sitios, ubicados en el dpto. de Río Negro (Las Cañas, Fray Bentos y Nuevo Berlín) (Figura 1, marcados en color verde). La segunda campaña, se realizó durante mayo y junio de 2017, en el marco del proyecto CSIC I+D 2016 “Estructura y Funcionamiento de las redes tróficas de peces del Río Uruguay: caracterización y reconocimiento de principales amenazas a su integridad” (Responsable Dr. Iván González), abarcando el total de los sitios, incluyendo además de los tres anteriores, a Saladero Guaviyú, Paysandú y Punta Gorda (Figura 1, marcados en blanco).

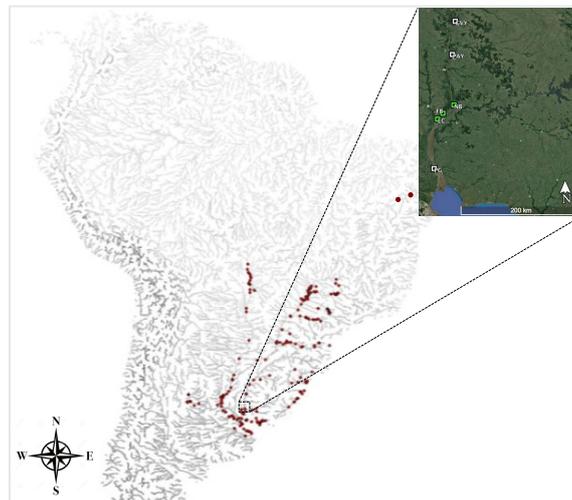


Figura 1. Mapa de Sudamérica indicando los sitios en los cuales *L. fortunei* ha sido registrada (marcados en rojo). Asimismo, se muestra la ubicación de la zona de estudio en el bajo Río Uruguay, destacando los seis sitios de muestreo. De norte a sur: Saladero Guaviyú (GVY), Paysandú (PAY), Nuevo Berlín (NB), Fray Bentos (FB), Las Cañas (LC) y Punta Gorda (PG). En verde se indican los sitios muestreados en la primera campaña (Noviembre 2014-Abril 2015). En la segunda segunda campaña (Mayo-Junio 2017) se incluyen los seis sitios mencionados (marcados tanto en verde como en blanco). Figura reproducida de González-Bergonzoni *et al.*, 2020.

Las capturas de peces fueron realizadas por medio de redes de multimalla nórdicas de 30 m de largo y 1,5 m de alto, compuestas por 12 tramos de 2,5 m con diferentes tamaños de malla. En cada sitio se colocaron ocho redes, distribuidas de la siguiente forma: cuatro en la zona litoral (aproximadamente 100 metros de la línea de costa) y cuatro en la zona de aguas abiertas (aproximadamente 300-500 metros de la línea de costa). Las redes fueron caladas durante 12 horas, y los ejemplares capturados se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible (es decir, a nivel de especie en la mayoría de los casos). Los peces que fueron capturados vivos, se sacrificaron mediante sobredosis de anestésico (Eugenol a 2 ml/L), siguiendo las consideraciones éticas de la Comisión Honoraria de Experimentación Animal (CHEA), por medio de un protocolo aprobado para este trabajo (N°261). Luego, fueron seleccionados 15 individuos por especie y por sitio, o todos los ejemplares por especie colectados en cada sitio (para las especies con menos de 15 individuos capturados), midiendo su longitud estándar y pesándolos. Posteriormente, los individuos fueron preservados en recipientes plásticos, utilizando formol al 10%, para luego ser procesados en el laboratorio.

Análisis de muestras

En el laboratorio, se realizó el pasaje de los ejemplares a agua por aproximadamente 7 días y posteriormente a alcohol 95% para conservarlos y procesarlos a la brevedad. Con el fin de identificar las especies que consumen *L. fortunei*, se examinó el contenido estomacal de los peces seleccionados. Para ello, se realizó un corte longitudinal a nivel ventral de cada ejemplar (Figura 2a), y se extrajo el estómago. Luego de extraído, el contenido estomacal se colocó sobre una placa de Petri para ser identificado, utilizando lupa binocular (Figura 2b) y claves taxonómicas (Oscoz *et al.*, 2011; Hanson *et al.*, 2010). El número total de mejillones colectados en cada contenido estomacal, no pudo ser cuantificado, debido a que muchas valvas se encontraron rotas e imposibles de diferenciar (por procesos de ingestión y posterior digestión). Por tanto, con el fin de cuantificar la proporción de mejillón dorado en la dieta de los ejemplares, se estimó su volumen y el del resto de los ítems encontrados, utilizando una gradilla milimetrada con una resolución de 1 mm² de área y considerando 1 mm de altura (e.g. Hyslop, 1980; Esteves & Galetti, 1995).



Figura 2. a. Diseción de ejemplar de *M. obtusidens*, presentando visiblemente gran cantidad de mejillón dorado como parte de su contenido estomacal. b. Mejillones digeridos vistos desde lupa binocular.

Análisis de datos

Para cuantificar la importancia de *L. fortunei* en la dieta, se determinó el volumen relativo de este ítem ($V_i = \text{vol. del ítem} / \text{vol. total}$), para cada individuo y para cada especie analizada. Asimismo, se calculó la frecuencia de ocurrencia de este ítem como: $FO = \text{n}^\circ \text{ de ocurrencias del ítem} / \text{n}^\circ \text{ total de individuos analizados por especie}$. Posteriormente, se estimó el índice de importancia relativa (IRI, por sus siglas en inglés) para cada especie, calculado como: $IRI = (V_i \times FO_i) / \sum (V \times FO) \times 100$, donde V_i es el volumen del ítem (mejillón), y FO_i es la frecuencia de ocurrencia del mismo. Se consideró a *L. fortunei* como un ítem importante en la dieta de cada especie, cuando estuvo presente en más del 30% de los individuos procesados y cuando representó más del 10% del volumen en la dieta en promedio. Además, para considerar al mejillón como recurso importante para la dieta de los peces, se consideró informativas a aquellas especies con más de tres ejemplares procesados. No obstante, las especies que estuvieron representadas por menos de tres individuos (catalogadas como “especies raras”), también fueron procesadas y analizadas, con el fin de obtener información acerca de los ítems consumidos por las mismas.

Resultados

A raíz de los muestreos realizados, se encontraron especies de peces nativas que consumieron mejillón dorado, representando en algunos casos un ítem abundante y frecuente en el contenido estomacal de estos organismos. Por tanto, los resultados de esta tesis permiten corroborar la hipótesis y predicciones asociadas al objetivo específico 1a.

Se colectaron y procesaron 1467 individuos correspondientes a 80 especies de peces. El 26% de los ejemplares presentaron estómago vacío (sin contenido), por lo tanto, se utilizaron un total de 1091 individuos para identificar a aquellas especies que se alimentaron de mejillón dorado. En este sentido, se encontró que *L. fortunei* estuvo presente en la dieta de 28 de las 80 especies analizadas (35%) y se presentó como un ítem importante para 10 de estas especies, siendo el ítem principal en el contenido estomacal de varias de ellas: para *L. striatus* y *Crenicichla missioneira*, el mejillón fue el ítem más importante en su dieta (IRI, 97%, 87%, respectivamente), representando casi el total de su volumen (vol. rel. 0.9, para ambas especies). Para *M. obtusidens*, este bivalvo representó el 50% del volumen de su dieta (vol. rel. 0.5). Asimismo, para las especies *Loricariichthys anus*, *Rhinodoras dorbignyi*, *Odontesthes humensis*, *Pimelodus absconditus*, *Apareiodon affinis*, *Paraloricaria vetula* y *Pimelodus maculatus*, el mejillón representó entre el 10 y el 20% del volumen en la dieta (Tabla 2). Finalmente, *Brochiloricaria chauliodon* se destacó por consumir únicamente mejillones, sin embargo, se analizaron sólo dos ejemplares de esta especie, por tanto, no se consideró informativa.

Tabla 2. Especies colectadas en los seis sitios para las dos campañas de muestreo. Las especies se encuentran ordenadas de acuerdo al índice de importancia relativa (IRI). También se indica el volumen relativo (vol. rel.) y la frecuencia de ocurrencia (FO) de mejillón dorado en la dieta de cada especie. En la tabla se indican únicamente los individuos procesados que presentaron contenido en su estómago. En color gris se indica a las especies en las cuales el ítem mejillón dorado se considera importante para su dieta. *N/e= ítem no encontrado en la dieta.

Especie	N de muestras	IRI (vol. rel.; FO)	Especie	N de muestras	IRI (vol. rel.; FO)
<i>Brochiloricaria chauliodon</i>	2	100 (1; 1)	<i>Cyphocharax spilotos</i>	6	N/e
<i>Leporinus striatus</i>	9	97 (0.9; 0.8)	<i>Charax stenopterus</i>	1	N/e
<i>Crenicichla missioneira</i>	4	87 (0.9; 0.8)	<i>Characidium tenue</i>	2	N/e
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	51	49.6 (0.5; 0.5)	<i>Crenicichla vittata</i>	3	N/e
<i>Loricariichthys anus</i>	4	21.7 (0.3; 0.3)	<i>Cyphocharax voga</i>	1	N/e
<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	6	14.6 (0.2; 0.7)	<i>Characidium zebra</i>	1	N/e
<i>Odontesthes humensis</i>	8	13.7 (0.3; 0.4)	<i>Gymnotus sp.</i>	2	N/e
<i>Pimelodus absconditus</i>	16	12.7 (0.2; 1)	<i>Hypostomus laplatae</i>	2	N/e
<i>Apareiodon affinis</i>	29	12.4 (0.2; 0.4)	<i>Hypostomus litorale</i>	7	N/e
<i>Paraloricaria vetula</i>	31	6.5 (0.1; 0.6)	<i>Hypostomus regani</i>	1	N/e
<i>Pimelodus maculatus</i>	25	5.3 (0.1; 0.6)	<i>Hypostomus uruguayensis</i>	1	N/e
<i>Iheringichthys labrosus</i>	94	3 (<0.1; 0.7)	<i>Loricariichthys edentatus</i>	6	N/e
<i>Pimelodella gracilis</i>	56	2.4 (<0.1; 0.5)	<i>Lycengraulis grossidens</i>	46	N/e
<i>Pseudobuonocephalus sp.</i>	3	2.3 (0.1; 0.3)	<i>Luciopimelodus pati</i>	12	N/e
<i>Raphiodon vulpinus</i>	5	1.4 (0.1; 0.2)	<i>Odontesthes argentinensis</i>	2	N/e
<i>Parapimelodus valenciennes</i>	41	1.2 (<0.1; 0.2)	<i>Otocinclus flexilis</i>	1	N/e
<i>Galeocharax humeralis</i>	24	1 (0.1; 0.1)	<i>Oligosarcus jenynsii</i>	10	N/e
<i>Hypostomus commersoni</i>	7	0.8 (<0.1; 0.3)	<i>Oligosarcus oligolepis</i>	6	N/e
<i>Pimelodus albicans</i>	15	0.7 (<0.1; 0.2)	<i>Odontostilbe pequirá</i>	5	N/e
<i>Schizodon nasutus</i>	8	0.6 (<0.1; 0.4)	<i>Odontesthes perugiae</i>	6	N/e
<i>Ricola macrops</i>	45	0.2 (<0.1; 0.1)	<i>Pimelodella australis</i>	2	N/e
<i>Astyanax lacustris</i>	30	0.1 (<0.1; 0.1)	<i>Pachyurus bonariensis</i>	58	N/e
<i>Eigenmannia sp.</i>	11	0.1 (<0.1; 0.5)	<i>Potamotrygon brachyura</i>	1	N/e
<i>Pimelodella australis</i>	2	0.1 (<0.1; 0.5)	<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	1	N/e
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	11	<0.1 (<0.1; 0.1)	<i>Pellona flavipinnis</i>	14	N/e
<i>Loricariichthys melanocheilus</i>	54	<0.1 (<0.1; 0.1)	<i>Pygocentrus nattereri</i>	4	N/e
<i>Pterodoras granulatus</i>	2	<0.1 (<0.1; 0.5)	<i>Platanichthys platana</i>	1	N/e
<i>Prochilodus lineatus</i>	13	<0.1 (<0.1; 0.1)	<i>Parasteophilus sp.</i>	2	N/e
<i>Ageneiosus inermis</i>	7	N/e	<i>Potamorhinus squamorlevis</i>	1	N/e
<i>Ageneiosus militaris</i>	25	N/e	<i>Roebooides affinis</i>	4	N/e
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	14	N/e	<i>Roebooides microlepis</i>	1	N/e
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	15	N/e	<i>Rineloricaria parva</i>	1	N/e
<i>Astyanax aff. fasciatus</i>	74	N/e	<i>Rhamdia quelen</i>	2	N/e
<i>Brycon orbygnanus</i>	7	N/e	<i>Rineloricaria sp.</i>	2	N/e
<i>Bryconamericus stramineus</i>	24	N/e	<i>Schizodon borelli</i>	1	N/e
<i>Cynopotamus argenteus</i>	37	N/e	<i>Salminus brasiliensis</i>	12	N/e
<i>Catathyridium lorentzii</i>	1	N/e	<i>Steindachneria brevipinna</i>	2	N/e
<i>Cyphocharax platanus</i>	29	N/e	<i>Sorubim lima</i>	1	N/e
<i>Characidium rachovii</i>	1	N/e	<i>Serrasalmus maculatus</i>	12	N/e
<i>Crenicichla scottii</i>	1	N/e	<i>Trachylepterus albicrux</i>	3	N/e
			Total	1091	7.4 (0.1; 0.2)

Rol de los peces depredadores sobre las poblaciones del mejillón dorado

Metodología

Área de estudio, diseño experimental y obtención de muestras

Para evaluar el rol que tienen los peces depredadores sobre las poblaciones de *L. fortunei*, se realizó un experimento de colonización de mejillones y exclusión de peces *in situ* en litorales rocosos del bajo Río Uruguay. Particularmente, el área de estudio se localizó en Las Cañas (34 ° 10'25 "S, 58 ° 21'29" O), uno de los seis sitios muestreados para colecta de peces (Figura 1). Para llevar a cabo este experimento, fueron construídas ocho jaulas (tamaño: 1.0 m de largo x 1.0 m de ancho x 0.5 m de alto) cubiertas con una malla metálica (tamaño de malla: 5.0 mm) (Figura 3). En el fondo de cada una de estas jaulas, se colocaron 32 ladrillos cubriendo todo el piso (Figura 3a). De esta forma, los ladrillos funcionaron como sustratos artificiales para permitir el asentamiento natural de larvas de mejillones. Cuatro jaulas fueron cubiertas totalmente con malla metálica, evitando la entrada de peces ("módulos de exclusión", de aquí en adelante), y las otras cuatro fueron creadas dejando dos de sus lados laterales abiertos, permitiendo la entrada de peces ("módulos de acceso", de aquí en adelante) (Figura 3b). Con el objetivo de que las condiciones ambientales fueran similares para ambos tratamientos, las jaulas que representaron los módulos de acceso, fueron construídas estratégicamente, incluyendo "techo" (cara superior cubierta por malla, al igual que los módulos de exclusión), dejando al descubierto únicamente dos lados laterales, con el fin de que el único factor diferencial (o al menos el de mayor peso) fuera la entrada de depredadores a los recintos. Asimismo, cuatro módulos (dos de acceso y dos de exclusión) fueron colocados en una bahía, sitio donde existía poca influencia de las olas, mientras que los otros cuatro módulos (dos de acceso y dos de exclusión), se colocaron en una zona expuesta a mayor oleaje (a aproximadamente 20 m de la bahía), de forma tal de integrar todos los posibles factores que generen variación en ambos tratamientos y representar lo mejor posible las condiciones ambientales del sitio.



Figura 3. a. Módulo de exclusión con sustratos artificiales (ladrillos) colocados en el piso. b. A la izquierda, módulo de exclusión de peces (con todos sus lados cubiertos); a la derecha, módulo de acceso a peces (con dos lados laterales abiertos). Ambos sin sustratos (se colocaron antes de ser anclados al fondo del río).

En setiembre del año 2016, se dio inicio al experimento, con el objetivo de anteponerse al periodo de máximo asentamiento larval, el cual ocurre, según varios autores, en los meses de primavera, cuando la temperatura del río supera los 17°C (Darrigran *et al.*, 2003; Brugnoli *et al.*, 2011). Los módulos experimentales fueron anclados firmemente al fondo del río, a una distancia entre ellos de 2 a 10 m. Asimismo, estos se intercalaron según el tipo de tratamiento (módulos de acceso y exclusión). Las profundidades a las que se establecieron los módulos, variaron entre 1.2 y 1.7 m en promedio durante el período de muestreo, debido a las fluctuaciones del nivel del río; sin embargo, cabe destacar que, en ningún caso, la profundidad entre tratamientos (módulos de acceso y exclusión) fue diferente (ANOVA, $gl=16$, $F=0.062$; $p=0.8$; Anexo 1). El experimento se llevó a cabo a lo largo de 181 días, y se tomaron muestras cada 15-20 días, con el fin de observar el asentamiento y desarrollo del mejillón dorado en los sustratos. Finalmente, los módulos fueron retirados del río en el mes de marzo de 2017.

Por medio de la inspección visual de los sustratos, se determinó que a partir del día 110 del experimento y hasta el día 181, los mejillones comenzaron a asentarse y colonizar prácticamente todos los sustratos. Por tanto, se utilizó el muestreo del día 181 para evaluar el rol de los peces sobre el mejillón (una vez que este se encontró asentado y colonizando todos los sustratos).

Se seleccionaron al azar tres sustratos (ladrillos) de cada módulo y se procedió a remover los mejillones asentados. Se removieron todos los ejemplares, utilizando diferentes pinzas y tamizando cada muestra por un tamiz de 300 μ de abertura (Figura 4).



Figura 4. Procesamiento en campo. **a.** Tres sustratos seleccionados en uno de los módulos para obtener las muestras. **b.** Sustrato (ladrillo) con mejillón fijado al mismo. **c.** Integrantes del equipo removiendo mejillones con pinzas.

Debido a que el impacto de la predación por peces sobre los sustratos (foco de este estudio), se da en la cara superior de los mismos (Figura 5), se consideraron en el análisis únicamente los mejillones colectados de la superficie expuesta a la depredación (área 0.024m²). Finalmente, en el campo, todas las muestras se conservaron en alcohol 95 % para su posterior análisis de laboratorio.



Figura 5. A la izquierda, sustrato artificial procedente de módulo de acceso a peces, se visualiza la superficie expuesta totalmente desprovista de mejillones. Las flechas indican que, en los lados laterales del ladrillo, los peces no acceden y, por tanto, los mismos no impactan sobre *L. fortunei*; a la derecha, sustrato artificial de un módulo de exclusión, con la superficie superior completamente colonizada por mejillones y gran cantidad de materia orgánica.

Análisis de muestras

En el laboratorio, cada muestra fue colocada en una placa de Petri, y bajo lupa binocular, los individuos de *L. fortunei* fueron cuantificados. Posteriormente, se calculó la densidad total (total de individuos x área) en cada muestra, utilizando el área correspondiente a la superficie expuesta del sustrato (0.024m²). Asimismo, los mejillones fueron pesados (peso húmedo), utilizando balanza de precisión (0.0001 g), y se obtuvo su biomasa, nuevamente en función del área (gramos totales x área). Posteriormente, se seleccionaron al azar 30 individuos por cada muestra (sustrato) y se midió la longitud individual de las valvas, utilizando una gradilla milimetrada (1 mm), tomando esta medida como indicador del tamaño corporal de los mejillones.

Análisis estadísticos

Para evaluar si las poblaciones de *L. fortunei*, son impactadas por la predación de peces, la densidad (ind.m⁻²), la biomasa (g.m⁻²) y el tamaño corporal (mm) de los mejillones se compararon entre tratamientos (módulos de acceso vs. módulos de exclusión), ajustando diferentes modelos.

Debido a que se tomaron tres muestras al azar por cada módulo (tres sustratos), la variable "módulo" no podía descartarse en el ajuste de cada modelo, por tanto, se tomó al tratamiento como una variable explicativa

categorica de efecto fijo y al módulo como variable de efecto aleatorio (presentando ocho niveles), a través de modelos lineales de efectos mixtos (LME, por sus siglas en inglés; $\alpha=0.05$). Además, para explicar la variación del tamaño corporal entre tratamientos, también se tomó la identidad del sustrato como una variable de efecto aleatorio anidado (sustrato anidado en el módulo), debido a que se tomaron medidas de 30 individuos por sustrato.

Para modelar los datos de densidad de mejillones (considerada como variable de tipo “conteos”), se probaron dos distribuciones diferentes: poisson y binomial negativa. En el caso de biomasa y tallas de mejillón se probaron dos distribuciones distintas (normal, lognormal), con el fin de encontrar cuál se ajustaba mejor a dichos datos. Esto se realizó utilizando la función *fitdist* del paquete *fitdistrplus* (Delignette-Muller & Dutang, 2015). Posteriormente, se comprobó la bondad de ajuste de estas distribuciones con la función *gofstat* del mismo paquete, en el *software R* (R core team, 2019). Todos los modelos fueron ajustados con la función *lmer* en el paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2014) y utilizando el *software R*. Para todos los modelos ajustados, se calcularon dos valores de R^2 diferentes para cuantificar su rendimiento general: R^2 marginal (R^2_m) y R^2 condicional (R^2_c), los cuales indican la varianza explicada por factores fijos y por factores fijos y aleatorios en conjunto, respectivamente (Nakagawa & Schielzeth, 2013). Finalmente, la validación de cada uno de los modelos ajustados, se realizó mediante los gráficos de diagnóstico de normalidad de los residuos (de tipo *pearson*) (Logan, 2010) en *R* (Anexo 2).

Resultados

Los resultados de este trabajo indican que los peces depredadores de *L. fortunei* redujeron significativamente la densidad, biomasa y tallas de las poblaciones asentadas en los sustratos, comprobando la hipótesis y predicciones asociadas al objetivo específico 1b.

En este sentido, a partir de los modelos ajustados, se encontró que el tratamiento es un factor importante para determinar tanto la densidad como la biomasa y tallas de *L. fortunei* en los sustratos.

Específicamente, para la densidad de mejillones, el tratamiento explicó el 71% de la varianza general (Tabla 3), encontrándose que, en los módulos de acceso a peces, las densidades de este bivalvo invasor, disminuyeron (5898 ± 2211 ind.m⁻²) en comparación con los módulos de exclusión (19000 ± 9437 ind.m⁻²) (Figura 6a). En este sentido, el modelo ajustado indica que el acceso de los peces a los módulos y su predación en los sustratos, afecta fuertemente la densidad de mejillones, causando una reducción significativa (LME, $gl= 8$, $F= 28.11$, $p<0.001$).

Con respecto a la biomasa de mejillones, el tratamiento explicó un 74% de la varianza (Tabla 3). En este sentido, la biomasa fue menor en los módulos de acceso (38.90 ± 17.53 g.m⁻²) en relación con los de exclusión (311.32 ± 200.89

g.m⁻²) (Figura 6b). Por lo tanto, se determinó que la presión de predación por peces causó una reducción significativa de la biomasa de mejillones en los sustratos (LME, gl=8, F=41.68, p<0.001).

Tabla 3. Modelos lineales de efectos mixtos ajustados, relacionando cada una de las variables de respuesta (densidad, biomasa y tamaño) con el tratamiento (módulos de acceso y exclusión). Se muestran además los porcentajes de varianza explicada del modelo completo (R²c) y considerando sólo efecto fijo (R²m), los grados de libertad (gl), el valor F y la significancia por medio del p-valor.

Var. de respuesta	Modelo	Var. de efecto fijo	Var. de efecto aleatorio	R ² m (%)	R ² c (%)	gl	F	p-valor
Densidad	LME dist. bin.neg.	Tratamiento	Módulo	64	71	8	28.11	<0.001
Biomasa	LME dist. lognormal	Tratamiento	Módulo	74	81	8	41.68	<0.001
Tamaño corporal	LME dist. lognormal	Tratamiento	Módulo/Sustrato	17	25	8	46.04	<0.001

Para el caso del tamaño corporal, el modelo ajustado explicó un bajo porcentaje de la varianza, y el tratamiento solo explicó el 17% de la varianza general (Tabla 3). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en las tallas de los mejillones, siendo el tamaño promedio de 3.83 ± 1.46 mm en los módulos de acceso a peces y de 5.41 ± 1.99 mm en los módulos de exclusión (LME, gl=8, F=46.04, p<0.001), así mismo, los tamaños máximos y la moda de estos organismos fueron menores para los módulos de acceso (Figura 7). En este sentido, el modelo indicó que la predación por peces, también afecta la estructura de tallas de las poblaciones de *L. fortunei* asentadas en los sustratos.

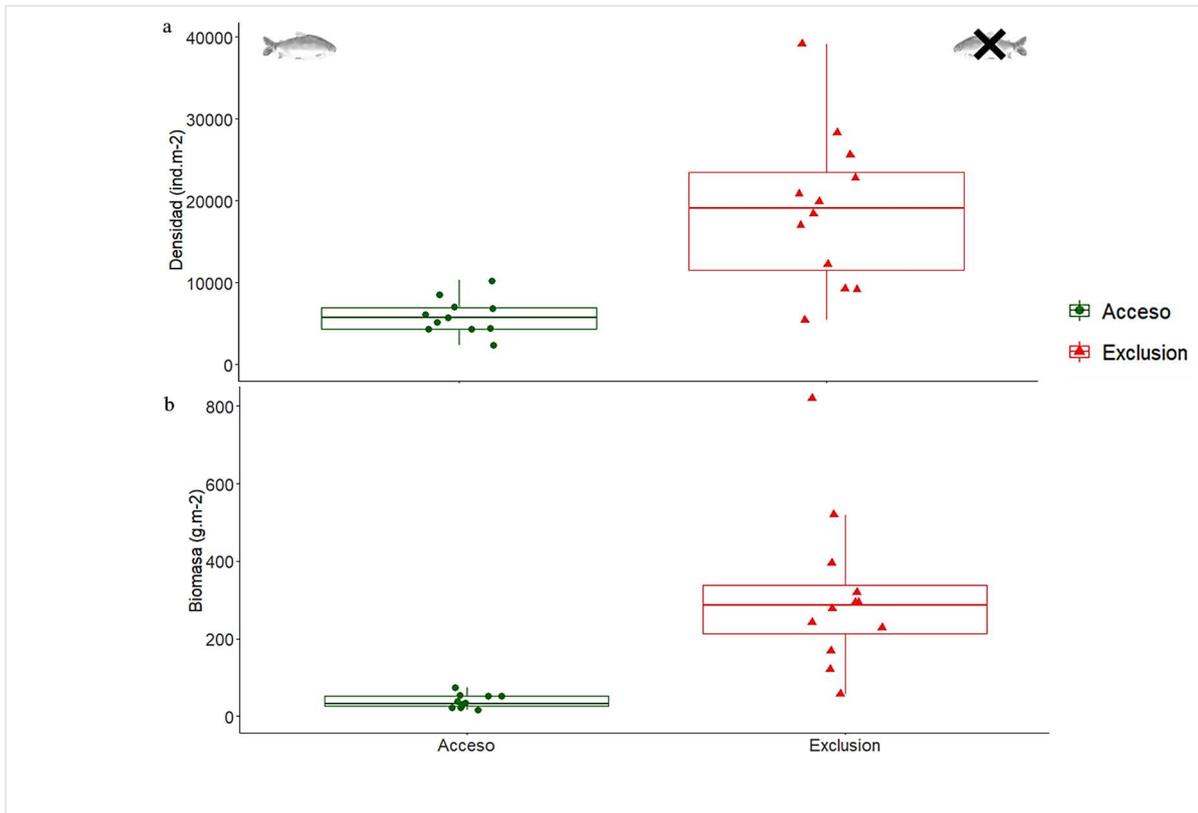


Figura 6. a. Densidad y **b.** biomasa de *L. fortunei* para el muestreo del día 181 (posterior al asentamiento masivo del mejillón en los sustratos). Se consideraron únicamente las superficies expuestas a la depredación por peces (cara superior del sustrato) para ambos tratamientos (módulos de acceso y exclusión, tomando tres muestras por módulo). En cada boxplot, la línea horizontal representa la mediana, la base representa el primer cuartil (25%) y su parte superior el tercer cuartil (75%). Los bigotes se extienden desde el boxplot hasta los valores mínimo y máximo, indicando aquellos valores no más alejados de la mediana 1,5 veces el rango intercuartil. Las diferencias tanto en densidad como en biomasa fueron altamente significativas ($p < 0.001$).

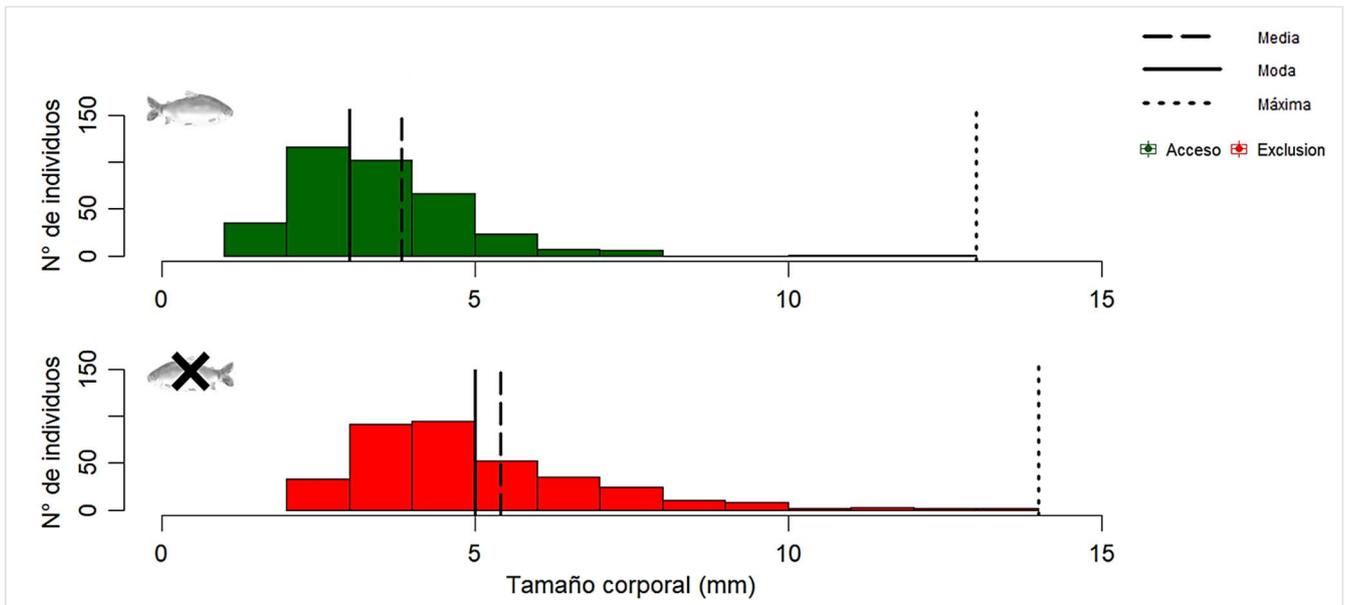


Figura 7. Distribución de abundancia de tamaños de *L. fortunei* (n) para superficies expuestas a depredación por peces en dos tratamientos (acceso y exclusión), para el muestreo del día 181 (cuando el mejillón colonizó completamente los sustratos). El tamaño corporal del mejillón fue significativamente diferente entre los tratamientos ($p < 0,001$).

Discusión

Especies de peces nativas que se alimentan de mejillón dorado

En primera instancia, los resultados obtenidos en la presente tesis, permiten destacar que 28 especies colectadas en el bajo Río Uruguay (35% del total), consumen *L. fortunei* y un 13% (10 de 80 spp. en total; Figura 8) ha incorporado al mejillón dorado como un ítem importante en su dieta, siendo esto consistente con la primera hipótesis y predicción planteadas (asociadas a específico objetivo 1a). Además, se registró por primera vez al “pejerrey” (*O. humensis*) y al “dientado” (*G. humeralis*) como consumidores de este invasor, representando un resultado sumamente novedoso para la región.

Las 10 especies aquí reportadas como importantes depredadoras de *L. fortunei* (Figura 8), han sido registradas en varios informes técnicos que detallan la estructura comunitaria de peces del bajo Río Uruguay (véase López-Rodríguez *et al.*, 2017; López-Rodríguez *et al.*, 2018; López Rodríguez *et al.*, 2019b). Específicamente, el informe más reciente (López-Rodríguez *et al.*, 2019b), registró que estas 10 especies, representaron el 8% de la abundancia y el 24% de la biomasa total de peces en dicho río, para el periodo de diciembre de 2019 (considerando los sitios Nuevo Berlín, Las Cañas y Fray Bentos). Particularmente, según este estudio, *M. obtusidens*, reportada como una importante predadora de mejillón en la presente tesis, representó el 5% de la abundancia total capturada en dicho muestreo y fue la especie más importante en términos de biomasa, representando el 18% de la biomasa total. Asimismo, *A. affinis* representó el 2% de la abundancia total, *P. vetula* un 0.5%, *L. striatus* y *P. maculatus* un 0.2% cada una, *L. anus*, *O. humensis* y *P. absconditus* un 0.1% cada una, y finalmente *C. missioneira* y *R. dorbingyi* representaron un 0.03% de la abundancia total, respectivamente.

A su vez, otras especies que también se destacaron como consumidoras de mejillón dorado en este trabajo (pero que incorporaron en menor proporción a este ítem en su dieta), se reportaron como muy abundantes en el Río Uruguay: *I. labrosus* representó el 16% de la abundancia total, *P. gracilis* representó el 6%, *L. melanocheilus* el 5%, entre otras (López-Rodríguez *et al.*, 2019b).

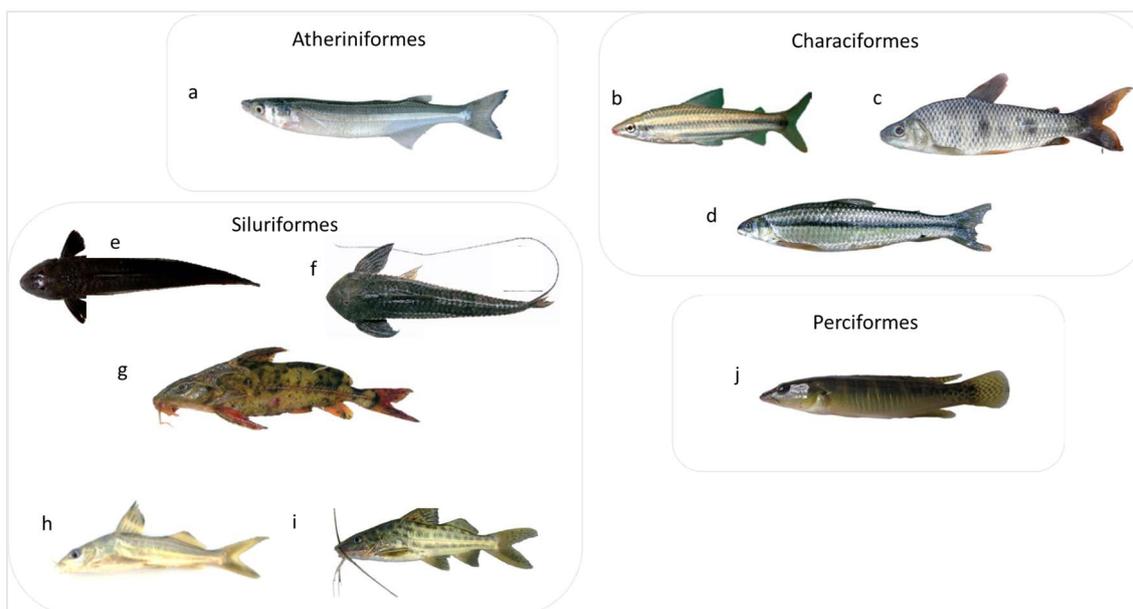


Figura 8. Especies de peces consumidoras de *L. fortunei* en el bajo Río Uruguay, según el presente estudio. Se muestran únicamente las especies que incorporaron este recurso como un ítem importante en su dieta (>10% del volumen total de su contenido estomacal). Las especies se encuentran ordenadas por el Orden al cual pertenecen: Atheriniformes (a. *O. humensis*), Characiformes (b. *L. striatus*, c. *M. obtusidens*, d. *A. affinis*), Siluriformes (e. *L. anus*, f. *P. vetula*, g. *R. dorbignyi*, h. *P. absconditus*, i. *P. maculatus*), Perciformes (j. *C. missioneira*). Imágenes extraídas de Teixeira de Mello *et al.*, 2011.

A excepción del pejerrey y el dientudo, todas las especies aquí reportadas como consumidoras de mejillón, ya han sido reportadas en otros trabajos como depredadoras de *L. fortunei* tanto en el Río Uruguay (e.g. González-Berbonzoni *et al.*, 2010; Cataldo, 2015; Paolucci *et al.*, 2017; Silva, 2018; Tesitore, 2018; de Ávila-Simas *et al.*, 2019; López-Rodríguez *et al.*, 2019a) así como en otros ríos de Sudamérica (e.g. embalses del Río Paraná o Río de La Plata) (e.g. Ferriz *et al.*, 2000; Penchaszadeh *et al.*, 2000; García & Protogino, 2005; Boltovskoy *et al.*, 2015; Cataldo, 2015; Cantanhêde *et al.*, 2008).

En este sentido, se encontró una fuerte consistencia entre esta investigación y los trabajos previos, con respecto a las familias y géneros de peces que pueden alimentarse de este mejillón invasor. La facilidad de incorporar este recurso a su dieta, probablemente se deba, entre otros factores, a las características biológicas de cada especie, género y/o familia, que permiten adaptarse a la alta disponibilidad de este bivalvo en el ambiente.

A continuación, se detallan las 28 especies encontradas como consumidoras de *L. fortunei* en este trabajo, agrupadas en función al Orden al cual corresponden. Se destacan a su vez, los reportes previos sobre el consumo de este mejillón por parte de cada especie (enfocados particularmente en el Río Uruguay), y características biológicas destacables de las especies que reportaron un mayor consumo de *L. fortunei*, las cuales probablemente posibiliten incorporar a este recurso en su dieta.

Characiformes

Las bogas, de la familia Anostomidae y géneros *Megaleoporinus* y *Leporinus* son las especies de Characiformes que muestran la mayor adaptación para el consumo de mejillón, encontrándose aquí y en otros estudios realizados en este río y en otros cursos de agua dulce de Sudamérica (e.g. Penchaszadeh *et al.*, 2000; García & Montalto, 2006; Silva, 2018; Tesitore, 2018; López-Rodríguez *et al.*, 2019a), grandes cantidades de este recurso en su contenido estomacal. Esto, probablemente se deba a que son peces provistos de dientes muy fuertes, voluminosos y con superficies triturantes, óptimas para la fragmentación de organismos con cubiertas duras (como las valvas de los mejillones) (García & Montalto, 2006), y a que además, poseen dientes faríngeos que ayudan a desmenuzar elementos blandos (Occhi & Oliveros, 1974; Penchaszadeh *et al.*, 2000).

Asimismo, en este estudio, los ejemplares de “virolo” (*A. affinis*) presentaron bisos de mejillón en su contenido estomacal. Aquí se argumenta que estos peces probablemente se aprovechen de este recurso, una vez que otros depredadores arrancan las valvas de los mejillones fijados al sustrato. En este sentido, la posibilidad de incorporar estos bisos como parte de la dieta, probablemente se deba a la capacidad de estos peces de pastar el perifiton con sus dientes espatulados en forma de cepillo, pudiendo ingerirlos al realizar esta acción mecánica. No se encontró evidencia documentada sobre el consumo de bisos de *L. fortunei* por parte del virolo; sin embargo, Paolucci *et al.* (2017), identificó altas proporciones de larvas velígeras de mejillones en el contenido estomacal de individuos de esta especie, provenientes del embalse de Salto Grande (Río Uruguay medio).

Por otra parte, las especies *A. lacustris*, *S. nasutus* y *P. lineatus*, reportadas como consumidoras de mejillón en este trabajo, también han sido encontradas anteriormente como depredadoras de *L. fortunei* en el Río Uruguay (Cataldo, 2015; de Ávila-Simas *et al.*, 2019). Asimismo, la especie *R. vulpinus* ha sido registrada como consumidora de larvas de mejillón en el Río Paraná (Paolucci *et al.*, 2015), sin existir evidencia documentada del consumo de mejillones en el área estudiada en el presente trabajo.

Además, el consumo de mejillones por parte del “dientudo” (*G. humeralis*) se registró por primera vez en este trabajo, sin existir evidencia anterior que corrobore esta afirmación para el Río Uruguay o para otros sistemas. Esta especie ha sido catalogada como piscívora (véase Silva, 2018), en este sentido, y dado el bajo porcentaje que presentó este invasor en su dieta, se sugiere que su ingestión pudo haberse producido de manera incidental y/o por ingestión de una presa consumidora de este bivalvo.

Siluriformes

Varias especies de viejas de agua como las de la familia Loricariidae (géneros *Paraloricaria*, *Loricarichthys* y *Brochiloricaria*) también se han descrito en otros trabajos como consumidoras de *L. fortunei* (García & Montalto, 2006; García &

Protogino, 2005; Penchaszadeh *et al.*, 2000; de Ávila-Simas *et al.*, 2019; Pais, 2019). Específicamente, *B. chauliodon* (quien tuvo un consumo de un 100% de mejillón en este trabajo) también fue reportada como depredadora de mejillones en una investigación previa para el bajo Río Uruguay (Pais, 2019). Asimismo, *P. vetula* y *L. anus*, también fueron reportadas como consumidoras de mejillón en la porción superior del Río Uruguay (de Ávila-Simas *et al.*, 2019).

Además, anteriormente, se ha reportado que algunos bagres pimelódidos, como los del género *Pimelodus* y *Pimelodella*, consumen *L. fortunei* (tal como lo encontrado en este trabajo), pudiendo ingerir presas de mejillones sin la necesidad de romper sus valvas (García & Montalto, 2006; García & Protogino, 2005; Tesitore, 2018; de Ávila-Simas *et al.*, 2019). Específicamente, *P. maculatus* fue registrada anteriormente como depredadora de mejillones en el Río Uruguay, tanto en su porción inferior como superior (Tesitore, 2018; de Ávila-Simas *et al.*, 2019). Por otra parte, Tesitore (2018) identificó ejemplares de *P. absconditus* provenientes del Río Uruguay bajo con mejillones en su contenido estomacal. De igual forma, *I. labrosus* también fue reportada anteriormente como consumidora de mejillón en el Río Uruguay bajo y alto (Tesitore 2018; de Ávila-Simas *et al.*, 2019).

Rhinodoras dorbignyi, *R. macrops*, *Pseudobunocephalus sp.*, *A. nuchalis* y *H. commersoni* también fueron reportadas como consumidoras de *L. fortunei* en otros trabajos realizados en el Río Paraná medio (Montalto *et al.*, 1999; Oliveira *et al.*, 2010). Sin embargo, no se encontraron registros previos de estas especies como consumidoras de mejillones en el Río Uruguay.

Con respecto a *P. granulatus*, existen varios reportes anteriores que la destacan como consumidora de mejillones en otros grandes ríos (e.g. Ferriz *et al.*, 2000; García & Protogino, 2005; Cantanhêde *et al.*, 2008) y específicamente, ha sido registrada como depredadora de este invasor en el Río Uruguay (González-Bergonzoni *et al.*, 2010).

Además, aquí también se encontró a peces planctívoros como *P. valenciennes*, alimentándose de *L. fortunei*. En este sentido, de Ávila-Simas *et al.* (2019) también identificaron ejemplares de esta especie consumiendo mejillones adultos en el alto Río Uruguay. Asimismo, Paolucci *et al.* (2007) en una investigación realizada en el Río Paraná, encontraron larvas de mejillones en el contenido estomacal de estos peces; aprovechándose probablemente de la alta disponibilidad de este recurso en la columna de agua (por ser un pez de hábitos pelágicos).

Perciformes

En este estudio se encontró al ciclido *C. missioneira* como consumidor de *L. fortunei*, siendo un hallazgo novedoso y consistente con el de de Ávila-Simas *et al.* (2019), quienes, por primera vez, registraron a esta especie como consumidora de mejillones en el alto Río Uruguay. En este caso, su boca grande y protractil y sus fuertes dientes faríngeos, podrían ser la clave que les permita preñar sobre pequeños mejillones.

Atheriniformes

El consumo de mejillones por parte de *O. humensis* se registra por primera vez en este estudio, no encontrando evidencia científica anterior al respecto. Sin embargo, esta especie ha sido catalogada como consumidora de moluscos y otros invertebrados, gracias a una mandíbula superior protrusible y dientes faríngeos que ayudan a romper materiales duros, como conchas y caparazones (Rodrigues & Bemvenuti, 2001). Por lo tanto, parece probable que esta especie pueda estar especializándose en el consumo de mejillón dorado en la zona de estudio.

Gymnotiformes

Finalmente, se ha reportado el consumo de mejillones en especies del género *Eigenmannia* para afluentes de Brasil (Giora *et al.*, 2005). Sin embargo, no se había reportado previamente el consumo de *L. fortunei* por parte de estos organismos en el Río Uruguay, siendo esto un hallazgo novedoso.

Es importante destacar que varias especies anteriormente reportadas como consumidoras de mejillón en el Río Uruguay (e.g. *L. grossidens*, *A. pantaneiro*, *S. brevipinna*, entre otras; ver Tabla 1), también fueron colectadas en los muestreos realizados en este estudio, sin embargo, estos ejemplares no presentaron mejillones en su contenido estomacal. En este sentido, se debe considerar que las comunidades de peces son diferentes y por ende pueden tener hábitos tróficos distintos en función a la porción del río donde se encuentren (e.g. alto Río Uruguay vs. bajo Río Uruguay). Asimismo, también puede haber variación estacional de la dieta de los peces que influya a la hora de realizar comparaciones entre este y estudios previos. Además, cabe destacar que para algunas especies (e.g. *S. brevipinna*) el número de ejemplares colectados fue muy bajo, por tanto, sería necesario analizar un número mayor de contenidos estomacales con el fin de conocer la contribución del mejillón a la dieta de estos organismos.

En resumen, los resultados aquí detallados indican que, ante la gran oferta de mejillón dorado en los litorales rocosos del bajo Río Uruguay, muchas especies de peces tienden a adaptarse y a incorporar este nuevo recurso. En consecuencia, estos peces comienzan a sufrir cambios importantes en su dieta, pudiendo reasignar, en muchos casos, su clasificación trófica. En este sentido, hace aproximadamente dos décadas, la dieta de *L. striatus* estaba compuesta principalmente por invertebrados acuáticos (principalmente de la familia Chironomidae) y vegetación terrestre (Balassa *et al.*, 2004; Ibañez *et al.*, 2007), mientras que estudios recientes (post invasión) indican que la dieta de esta especie está actualmente dominada por *L. fortunei* (Tesitore, 2018; López-Rodríguez *et al.*, 2019a), tal y como se informa en esta tesis. Una situación similar ocurre con otras especies como *M. obtusidens* y *C. missioneira*, que preferiblemente consumen mejillón dorado en sitios actualmente invadidos, aunque hayan sido clasificados anteriormente como omnívoros-herbívoros y detritívoros-invertívoros, respectivamente, (López-Rodríguez *et al.*, 2019a). En esta línea, un estudio reciente, enfocado en analizar la dieta de los peces pre y

post invasión del mejillón dorado (González-Bergonzoni *et al.*, 2020, en prep.), indicó que, luego de la colonización masiva de *L. fortunei*, especies omnívoras como *M. obtusidens* y *P. maculatus*, redujeron notablemente el consumo de otros ítems alimenticios (e.g. material vegetal), disminuyendo la diversidad de ítems, y aumentando su posición trófica.

Si bien está claro que el mejillón dorado se ha convertido en un nuevo recurso alimenticio, sustentando a una importante porción de la comunidad de peces del Río Uruguay, no existe evidencia documentada que indique si estos cambios en la dieta impactan sobre las tasas de crecimiento y abundancia de estos peces. Por tanto, se vuelve interesante conocer a futuro, las causas y los mecanismos por los cuales los peces prefieren consumir este bivalvo invasor frente a otros ítems (e.g. disponibilidad, mayor aporte energético), y las consecuencias que ello puede acarrear. Específicamente, sería interesante entender si las poblaciones de peces aumentan o disminuyen a mediano/largo plazo y si esto implica (o no) un cambio en las tasas de depredación sobre el mejillón. Por tanto, aquí se sugiere la realización de investigaciones que abarquen esta temática con el fin de conocer de forma integral la relación entre *Limnoperna* y los peces nativos, y las consecuencias que esta interacción implica para ellos.

Más allá de estas sugerencias, los resultados de esta sección de trabajo, parecen ser un buen punto de partida para evaluar si efectivamente, la presión de depredación por peces influye en las densidades poblacionales de *L. fortunei*, y si contribuye a reducirlas de manera significativa, ejerciendo un posible rol de mitigación de esta invasión.

Rol de los peces depredadores de mejillón dorado

A raíz del experimento realizado, se encontró que los peces reducen significativamente la densidad, biomasa y el tamaño corporal de *L. fortunei* en los módulos de acceso en comparación con los de exclusión, demostrando el fuerte impacto que los depredadores ejercen sobre la estructura poblacional de los mejillones, confirmando así la hipótesis y predicciones iniciales (asociadas a objetivo específico 1b).

Primeramente, cabe mencionar que se encontraron altas densidades de *L. fortunei* asentados en los sustratos, por lo cual la relación de este invasor con los depredadores nativos que ingresaron a los módulos, pudo ser constatada. Específicamente, comparando las densidades encontradas en los módulos de acceso a peces (replicando las condiciones naturales) ($5899 \pm 2,211 \text{ ind.m}^{-2}$, en promedio) vs. las encontradas en otros estudios, se puede señalar que las mismas fueron similares. En este sentido, Boltovskoy y Cataldo (1999) analizaron el asentamiento de mejillones en el Río Paraná, a través de monitores de PVC durante aproximadamente el mismo período de tiempo (182 días), encontrando una densidad promedio de 3924 ind.m^{-2} . Asimismo, Cataldo *et al.* (2002), encontraron una densidad promedio de 8290 ind.m^{-2} después de

3 meses de asentamiento en el Río de La Plata. Finalmente, Duchini *et al.* (2018), encontraron densidades promedio de 7344 ind.m⁻² al final de un período de colonización de 12 meses, también en el Río Paraná.

Específicamente, los depredadores redujeron en un 69% las densidades del mejillón, en un 87% su biomasa, y en un 30% el tamaño corporal promedio. Estos resultados fueron consistentes con estudios anteriores que realizaron experimentos *in situ*. Por ejemplo, Sylvester *et al.* (2007b) trabajaron en el Río Paraná, utilizando sustratos artificiales suspendidos en la columna de agua, algunos expuestos y otros protegidos de la depredación, demostrando que los depredadores eliminaron hasta el 79% de la densidad y el 95% de la biomasa de mejillones a lo largo del período de estudio. Más tarde, Nakano *et al.* (2010) informaron resultados similares para el lago Ohshio en Japón, al usar jaulas de acceso y exclusión experimentales, donde los depredadores eliminaron más del 90% de las densidades de *L. fortunei*.

En esta tesis se asumió que el impacto de la depredación sobre este mejillón invasor, está dada particularmente por los peces. Esto, se constata no sólo por los resultados reportados en la sección anterior, sino también por lo visualizado en campo. En este sentido, en varias ocasiones se visualizaron peces en las cercanías de las jaulas e incluso ingresando a las mismas (a través de cámaras filmadoras colocadas en los módulos). Durante los muestreos, algunos ejemplares fueron colectados (e.g. individuos de *C. missioneira*), los cuales fueron procesados y su contenido estomacal fue analizado (datos no mostrados), destacando la presencia de una gran cantidad de mejillones en los mismos. Además, aunque se ha sugerido que otros animales (e.g. mamíferos acuáticos, reptiles, macroinvertebrados, entre otros) (Darrigran *et al.*, 1998, Sylvester *et al.*, 2007a,b), pueden alimentarse de *L. fortunei* y, por tanto, también podrían haber ingresado a las jaulas; dado el sitio de estudio, y la alta abundancia y biomasa de peces consumidores de mejillón en este río, se asume que este grupo de organismos ejercen la mayor presión de predación sobre este bivalvo invasor.

Por tanto, aquí se argumenta que, a pesar de que la invasión del mejillón dorado continúa avanzando, la presencia de peces depredadores parece ser muy importante, ya que contribuye a reducir las densidades, biomasa y tamaños de este bivalvo invasor, moderando, al menos parcialmente, el dominio de *L. fortunei* en los sustratos bentónicos del bajo Río Uruguay.

CAPITULO 2: EFECTOS DE LA INTERACCION PECES-MEJILLON DORADO SOBRE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS BENTONICOS NATIVOS

Introducción

Como se mencionó anteriormente, para Uruguay, y específicamente para grandes ríos de nuestro país, las potenciales relaciones establecidas entre *L. fortunei* y los macroinvertebrados bentónicos nativos, parece aún desconocida. Sin embargo, para el Río Uruguay, se han reportado específicamente algunas interacciones puntuales entre este bivalvo invasor con otros macroinvertebrados nativos. Particularmente, Eugui *et al.* (2012) reportaron el bio-fouling de *Limnoperna* sobre algunos gasterópodos como *Pomacea insularum* y *Pomacea megastoma*. Asimismo, se han registrado asentamientos puntuales de mejillones sobre grandes gasterópodos como *Pomacea maculata* en la localidad de Nueva Palmira, Departamento de Colonia (Cristhian Clavijo, obs. Per.; Figura 9a). Finalmente, también se han registrado ejemplares de mejillón dorado incluso dentro de algunos bivalvos nativos como *Leila blainvilliana* (Cristhian Clavijo, obs. Per; Figura 9b), particularmente en la localidad de Fray Bentos, Departamento de Río Negro.

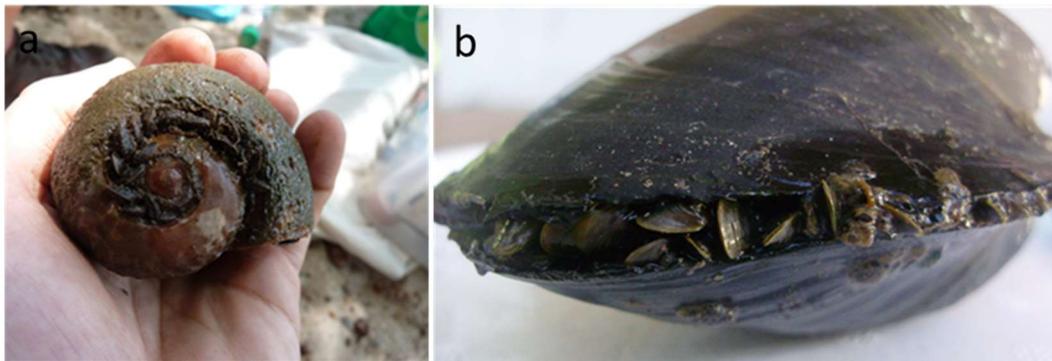


Figura 9. Ejemplares de mejillón dorado sobre *P. maculata* (a) y dentro de *L. blainvilliana* (b). Fotos: Cristhian Clavijo.

Si bien se ha sugerido que a través del bio-fouling el mejillón provocaría problemas en la locomoción, y un aumento del riesgo de depredación para estos macroinvertebrados nativos (debido a la obstrucción de estructuras de protección, facilitando el acceso del depredador) (Eugui, *et al.*, 2012); los potenciales efectos negativos sobre los organismos nativos aún no han sido cuantificados ni analizados en detalle. Además, se desconoce la implicancia de la interacción depredador-presa entre peces y *L. fortunei*, sobre la fauna

bentónica nativa de este río, surgiendo varias interrogantes sobre la dinámica de estos componentes en el ecosistema.

Por tanto, en este capítulo se busca conocer el efecto de la interacción entre peces nativos del bajo Río Uruguay y el mejillón dorado sobre los macroinvertebrados que integran las comunidades bentónicas de este río.

Metodología

Obtención de muestras

El análisis de los potenciales efectos de la interacción entre peces y mejillón dorado sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos, se llevó a cabo mediante el experimento explicado en el capítulo 1. Como se mencionó anteriormente, entre los muestreos del día 110 y el día 181, la inspección visual de los sustratos indicaba claramente que el asentamiento de mejillones había ocurrido, registrándose pocos ejemplares para el día 110 (268 ind.m⁻² en promedio, considerando ambos tratamientos) en comparación con el día 181 (763 ind.m⁻² en promedio, considerando ambos tratamientos). Para corroborarlo, se realizó un análisis ANOVA, determinando que las densidades de *L. fortunei* para el muestreo del día 181 fueron significativamente mayores en comparación a las densidades encontradas para el día 110 (ANOVA, df=45, F=70.44, p<0.0001). Por tanto, considerando el objetivo de evaluar el rol de los peces sobre la fauna bentónica nativa cuando el mejillón está ausente y presente, respectivamente, se tomó al muestreo del día 110 como el periodo de tiempo en el que el mejillón estuvo ausente (o en bajas densidades) (“antes del asentamiento masivo”, de aquí en adelante) y al muestreo del día 181 como el periodo posterior a la colonización de los sustratos, es decir, cuando el mejillón estuvo presente (y en altas densidades) (“después del asentamiento masivo”, de aquí en adelante).

En cada muestreo (día 110 y 181), fueron seleccionados al azar tres sustratos (ladrillos) de cada módulo y se removieron todos los macroinvertebrados encontrados, utilizando pinzas y tamizando cada muestra por un tamiz de 300 μ de abertura. Aquí, cabe destacar que, por medio de la inspección visual realizada en cada muestreo, se observó que la mayoría de los macroinvertebrados encontrados, presentaban una alta movilidad (en contraste con lo que ocurre con individuos de *L. fortunei*), y, por tanto, eran capaces de moverse hacia el fondo del sustrato cuando se procedía a extraer las muestras, por ello, los mismos se removieron considerando el área total del sustrato (0.086m²), evitando de esta forma una subestimación de la abundancia y la riqueza. Finalmente, todas las muestras obtenidas se conservaron en alcohol 95% para su posterior análisis en el laboratorio.

Análisis de muestras

Los macroinvertebrados recolectados en cada muestra, fueron colocados en una placa de Petri y con la ayuda de lupa binocular y claves taxonómicas (Costa *et al.*, 2006; Domínguez *et al.*, 2006; Domínguez & Fernández, 2009), cada ejemplar fue identificado al mínimo nivel taxonómico posible. Posteriormente, los individuos de cada taxón fueron contados y se calculó la densidad total de macroinvertebrados (ind. m⁻²) y la riqueza de taxa (S) y frecuencia de ocurrencia (FO) en cada muestra. Asimismo, los ejemplares identificados, fueron agrupados en niveles taxonómicos superiores (a nivel Subclase/Orden), con el fin de obtener datos más robustos para posteriores análisis, determinando la abundancia de los grupos más frecuentes (aquellos presentes en al menos el 40% de los sustratos; considerando el total de los mismos).

Análisis estadísticos

En primera instancia, para probar la existencia de diferencias en la comunidad de macroinvertebrados entre tratamientos y para cada muestreo, se generó una matriz de abundancias relativas de todos los macroinvertebrados nativos colectados, realizando posteriormente un análisis de varianza multivariado permutacional factorial de dos vías (PERMANOVA, número de permutaciones usadas=9999, $\alpha=0.05$) (Anderson, 2001), considerando como factores al asentamiento (antes y después) y al tipo de tratamiento en cada periodo de tiempo (acceso vs. exclusión de peces). Sabiendo que las diferencias en dispersión de los grupos pueden alterar la sensibilidad del PERMANOVA (Anderson & Walsh, 2013), se realizó una prueba de homogeneidad de la dispersión multivariada para ambos factores (asentamiento y tratamiento) ($p>0.05$) usando la función *betadisper* en el paquete *vegan* (Oksanen, 2011; Anexo 3).

Este análisis fue seguido de una prueba post hoc de Tuckey corregida por Bonferroni, para determinar entre quiénes se encontraban las diferencias. Para visualizar estos resultados, se realizó un análisis multivariado de tipo non-Metric Multidimensional Scaling (nMDS), utilizando el coeficiente de Bray-Curtis y excluyendo taxones no informativos, es decir, aquellos representados por uno o dos individuos en total. Se identificaron los tratamientos de acceso y exclusión, y los tiempos de muestreo, agupando sus áreas Convex-Hull. Este análisis fue realizado con la función *metaMDS* del paquete *vegan* (Oksanen, 2011), calculando el valor de estrés, el cual indica el grado de ajuste de los datos. En este sentido, aquí se consideró a los valores de estrés menores a 0.25 como óptimos para visualizar los resultados (Clarke & Warwick, 2001). Finalmente, todos estos análisis multivariados se realizaron en el software libre R (R core team, 2019).

Por otra parte, la densidad total y la riqueza de macroinvertebrados nativos se compararon entre muestreos y entre tratamientos. Para ello se ajustaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM, por sus siglas en inglés, $\alpha=0.05$), considerando al asentamiento y al tratamiento como variables explicativas categóricas de efectos fijos, y al módulo como variable de efecto aleatorio. En ambos casos, las variables de respuesta fueron tomadas como “conteos”, probando dos distribuciones diferentes (poisson y binomial negativa) con el fin de buscar aquella que mejor se ajustara a los datos. Asimismo, la abundancia de los grupos de macroinvertebrados más frecuentes, también fue analizada utilizando GLMM, considerando los efectos fijos y aleatorios mencionados anteriormente. Las abundancias también se consideraron como “conteos” y se probaron las distribuciones poisson y binomial negativa. La selección de la distribución de cada variable de respuesta, se realizó, en todos los casos, mediante la función *fitdist* del paquete *fitdistrplus* (Delignette-Muller & Dutang, 2015), y se comprobó la bondad de ajuste de estas distribuciones con la función *gofstat* en el *software R* (Anexo 4).

Posteriormente, se procedió a realizar la selección de modelos para cada caso de estudio, mediante el test de razón de verosimilitudes (LRT, por sus siglas en inglés, $\alpha=0.05$). En este sentido, según Halekoh & Højsgaard (2014), este es el criterio más utilizado para comparar modelos anidados, como los ajustados en este trabajo. En resumen, este test consiste en obtener un modelo partir de otro más complejo, simplificándolo y seleccionando parámetros, para compararlos posteriormente de forma jerárquica.

Todos los modelos se ajustaron utilizando la función *glmer* en el paquete *lme4* en el *software R*. Además, se calcularon dos valores de R^2 diferentes para cuantificar su rendimiento general: R^2 marginal (R^2_m) y R^2 condicional (R^2_c), utilizando la función *r.squaredGLMM* de la biblioteca *MuMIn* (Barton, 2018). Finalmente, el ajuste de cada uno de los modelos ajustados, fue evaluado a través de los gráficos de diagnóstico de normalidad de los residuos (de tipo *pearson*) (Logan, 2010) (Anexo 5).

Resultados

Composición de la comunidad de macroinvertebrados nativos

Se colectaron e identificaron 33 taxa en total considerando ambos muestreos (antes y después del asentamiento masivo del mejillón en los sustratos) (Tabla 4; Figura 10). Antes de la colonización masiva de *L. fortunei*, se encontraron 22 de estos taxa para ambos tipos de tratamiento (registrando taxa diferentes entre ellos).

Asimismo, luego del asentamiento de mejillones en los sustratos, se registraron 24 taxa en los módulos de acceso a peces y 23 en los módulos de exclusión (Tabla 4). Dentro de los macroinvertebrados identificados, se destacaron, en

primera instancia varios grupos de gasterópodos como *Potamolitus* spp, Heleobia, Chilinidae, entre otros; y varias tribus de la familia Chironomidae. Asimismo, se lograron identificar cuatro familias de efemerópteros (Baetidae, Caenidae, Leptohyphidae, Leptophlebiidae), dos familias de tricópteros (Polycentropodidae y Philopotamidae), una familia de coléopteros (Elmidae), una familia de hemípteros (Corixidae) y dos tipos de almejas (*Eupera* sp. y Corbiculidae), entre otros (Tabla 4; Figura 10).

Algunos macroinvertebrados, no pudieron ser identificados a un nivel taxonómico menor, por lo que en la Tabla 4, se indican especificando la subclase o el orden al cual pertenecen seguido de las siglas s/i (sin identificar).



Figura 10. Algunos de los macroinvertebrados bentónicos identificados al mínimo hasta el mínimo nivel taxonómico posible. a. Oligochaeta, b. Hyalellidae, c. Elmidae, d. Collembola, e. Aeglidae, f. Tanypodinae, g. Baetidae, h. Caenidae, i. Leptohyphidae, j. Leptophlebiidae, k. Corixidae, l. Zygoptera, m. Trichoptera, n. Hydrachnidea, ñ. *Pomacea megastoma*, o. Chilinidae, p. Heleobia, q. *Potamolitus* spp., r. Corbiculidae. Los taxa faltantes, no tuvieron registro fotográfico.

Tabla 4. Densidad media \pm desviación estándar (sd) y frecuencias de ocurrencia (FO) de macroinvertebrados recolectados en cada tratamiento para cada muestreo (considerando tres muestras por módulo). Los invertebrados se encuentran ordenados por Filo (en orden alfabético) y posteriormente por Subclase u Orden, según corresponda. Además, se muestra la densidad total promedio y la riqueza de taxa en cada tratamiento. * s / i = taxón sin identificar.

Filo	Subcl/Orden	Fam/Subfam/Tribu/Gén/Sp.	Densidad (ind. m ⁻²) \pm sd; FO		Densidad (ind. m ⁻²) \pm sd; FO			
			Antes		Después			
			Acceso	Exclusión	Acceso	Exclusión		
Annelida	Hirudinea	Hirudinea s/i	0.97 \pm 3.36; 0.08	0.97 \pm 3.36; 0.08	1.06 \pm 3.51; 0.09	0.97 \pm 3.36; 0.08		
	Oligochaeta	Oligochaeta s/i	4.84 \pm 9.22; 0.25	18.41 \pm 43.07; 0.25	0; 0	31.98 \pm 49.36; 0.41		
Arthropoda	Amphipoda	Hyalellidae	0.97 \pm 3.36; 0.08	0.97 \pm 3.36; 0.08	0; 0	0; 0		
		Coleoptera	Elmidae	0; 0	2.90 \pm 7.23; 0.16	2.11 \pm 4.70; 0.18	4.84 \pm 5.99; 0.41	
	Collembola	Collembola s/i	1.94 \pm 4.53; 0.16	0; 0	1.06 \pm 3.51; 0.09	0; 0		
		Decapoda	Aeglididae	0; 0	0.97 \pm 3.36; 0.08	0; 0	0; 0	
	Diptera	Chironomidae s/i	Chiron. Tanypodinae	31.98 \pm 31.41; 0.67	86.24 \pm 111.02; 1	26.43 \pm 23.31; 0.90	16.47 \pm 16.03; 0.66	
			Chiron. Orthocladiinae	26.16 \pm 24.35; 0.67	22.29 \pm 26.91; 0.5	22.20 \pm 33.98; 0.63	10.66 \pm 18.19; 0.33	
			Chiron. Chironominae	25.19 \pm 40.83; 0.5	20.35 \pm 38.13; 0.41	7.40 \pm 9.41; 0.45	9.69 \pm 11.98; 0.5	
			Chiron. Chiron. Tanytarsini	0; 0	10.96 \pm 36.92; 0.08	7.40 \pm 14.96; 0.27	4.84 \pm 9.22; 0.25	
			Chiron. Chiron. Chironomini	27.13 \pm 52.08; 0.33	41.67 \pm 78.47; 0.41	23.26 \pm 26.52; 0.63	11.63 \pm 16.44; 0.58	
			Ceratopogonidae	0; 0	0; 0	0; 0	1.94 \pm 4.53; 0.16	
			Ephemeroptera	Ephemeroptera s/i	0; 0	0; 0	1.06 \pm 3.51; 0.09	0; 0
				Baetidae	5.81 \pm 20.14; 0.08	3.88 \pm 10.32; 0.16	0; 0	0.97 \pm 3.36; 0.08
				Caenidae	20.35 \pm 33.31; 0.58	9.69 \pm 13.98; 0.41	2.11 \pm 4.70; 0.18	2.91 \pm 5.26; 0.25
				Leptohyphidae	19.38 \pm 19.31; 0.58	17.44 \pm 21.43; 0.58	1.06 \pm 3.51; 0.09	0.97 \pm 3.36; 0.08
	Hemiptera	Leptophlebiidae	Leptophlebiidae	56.20 \pm 31.70; 1	70.74 \pm 63.00; 1	38.05 \pm 19.52; 0.90	42.64 \pm 29.47; 0.83	
			Hemiptera n/i	26.16 \pm 14.13; 0.91	17.44 \pm 15.28; 0.75	7.40 \pm 9.41; 0.45	3.88 \pm 10.32; 0.16	
	Odonata	Zygoptera	Corixidae	0.97 \pm 3.36; 0.08	0; 0	0; 0	0; 0	
			Oribatida	0.97 \pm 3.36; 0.08	0; 0	1.06 \pm 3.51; 0.09	0; 0	
	Trichoptera	Trichoptera s/i	Trichoptera s/i	3.88 \pm 7.57; 0.25	2.91 \pm 7.23; 0.16	10.57 \pm 10.98; 0.54	12.60 \pm 15.25; 0.58	
			Philopotamidae	1.94 \pm 4.53; 0.16	3.88 \pm 7.57; 0.75	8.46 \pm 14.79; 0.36	8.72 \pm 11.22; 0.5	
Mollusca	Trombidiformes	Hydrachnidae	0; 0	0; 0	0; 0	2.91 \pm 7.23; 0.16		
		Gastropoda	Hydrachnidae	3.88 \pm 5.73; 0.33	0.97 \pm 3.36; 0.08	0; 0	0; 0	
	Gastropoda	<i>Pomacea megastoma</i>	0; 0	0; 0	0; 0	0.97 \pm 3.36; 0.08		
		Chiliniidae	10.66 \pm 11.58; 0.58	21.32 \pm 26.16; 0.66	5.29 \pm 10.86; 0.27	2.91 \pm 5.26; 0.25		
		<i>Heleobia</i> spp.	14.53 \pm 39.70; 0.33	29.07 \pm 31.94; 0.66	29.60 \pm 35.69; 0.72	35.85 \pm 36.25; 0.75		
		Planorbidae	0; 0	0; 0	1.06 \pm 3.51; 0.09	0.97 \pm 3.36; 0.08		
		<i>Potamolithus</i> spp.	929.26 \pm 611.45; 1	1191.86 \pm 796.51; 1	1204.02 \pm 763.05; 1	556.20 \pm 302.16; 1		
		Sphaeriida	<i>Eupera</i> sp.	0; 0	0; 0	1.06 \pm 3.51; 0.09	0; 0	
	Veneroidea	Corbiculidae	0; 0	0; 0	0.97 \pm 3.36; 0.08	0; 0		
	Densidad total \pm sd			1215.12 \pm 189.34	1575.58 \pm 244.80	1408.03 \pm 242.05	772.29 \pm 108.29	
Riqueza total (S)			22	22	24	23		

Al evaluar la matriz de abundancias relativas de todos los taxa recolectados, el análisis PERMANOVA factorial mostró una interacción significativa entre el tratamiento (acceso y exclusión de peces) y el asentamiento (muestreos considerados como el antes y después del asentamiento masivo del mejillón en los sustratos, respectivamente) ($p < 0.05$, Tabla 5).

Posteriormente, la prueba post hoc de Tukey indicó que, las diferencias significativas estaban entre la composición de invertebrados de módulos de acceso y los de exclusión de peces, luego del asentamiento masivo del mejillón dorado ($p < 0.05$, Tabla 6). En este sentido, a partir de esta prueba y por medio del gráfico nMDS (Figura 11), se destaca que en ausencia de *L. fortunei* (antes del asentamiento masivo), la composición de la comunidad de macroinvertebrados no difirió entre los módulos de acceso y exclusión de peces. Sin embargo, en presencia de una alta densidad de mejillones (después del asentamiento), la estructura de la comunidad de macroinvertebrados fue diferente entre los módulos de acceso y exclusión de peces.

Tabla 5. Análisis PERMANOVA factorial de dos vías, considerando el asentamiento y tratamiento como factores de interés. En color gris se indica la significancia de la interacción entre el asentamiento (antes y después del asentamiento masivo del mejillón en los sustratos) y el tratamiento (acceso y exclusión de peces) ($p < 0.05$). Además, también se indican los grados de libertad (gl) y el valor F.

	gl	F	p
Tratamiento	1	0.9321	0.3251
Asentamiento	1	1.0675	0.2901
Interacción	1	2.8063	0.0166
Residual	43		
Total	46		

Tabla 6. Prueba post hoc de Tukey corregida por Bonferroni considerando como factores los módulos de acceso y exclusión para cada periodo de tiempo (antes y después del asentamiento masivo del mejillón en los sustratos). En gris se indica la diferencia significativa entre módulos de acceso y exclusión luego de la colonización masiva de *L. fortunei* ($p < 0.05$).

		Antes		Después	
	Módulo	Acceso	Exclusión	Acceso	Exclusión
Antes	Acceso		1	1	0.3744
	Exclusión	1		1	0.0954
Después	Acceso	1	1		0.0468
	Exclusión	0.3744	0.0954	0.0468	

Por otra parte, agrupando los taxa colectados, en niveles taxonómicos superiores (Subclase y Orden), se encontró en primera instancia, que los gasterópodos, dípteros y efemerópteros, fueron los grupos destacados (más abundantes y frecuentes) en ambos tratamientos (acceso y exclusión de peces) para los dos periodos de tiempo considerados (antes y después del

asentamiento) (Figura 12). En este sentido, considerando el total de los sustratos muestreados (48), se encontró que Gastrópoda, Díptera, Ephemeroptera y Trichóptera estuvieron presentes en más del 40% de los mismos (100%, 98%, 96% y 64%, respectivamente) (Figura 12); por lo tanto, estos cuatro grupos fueron catalogados como macroinvertebrados frecuentes.

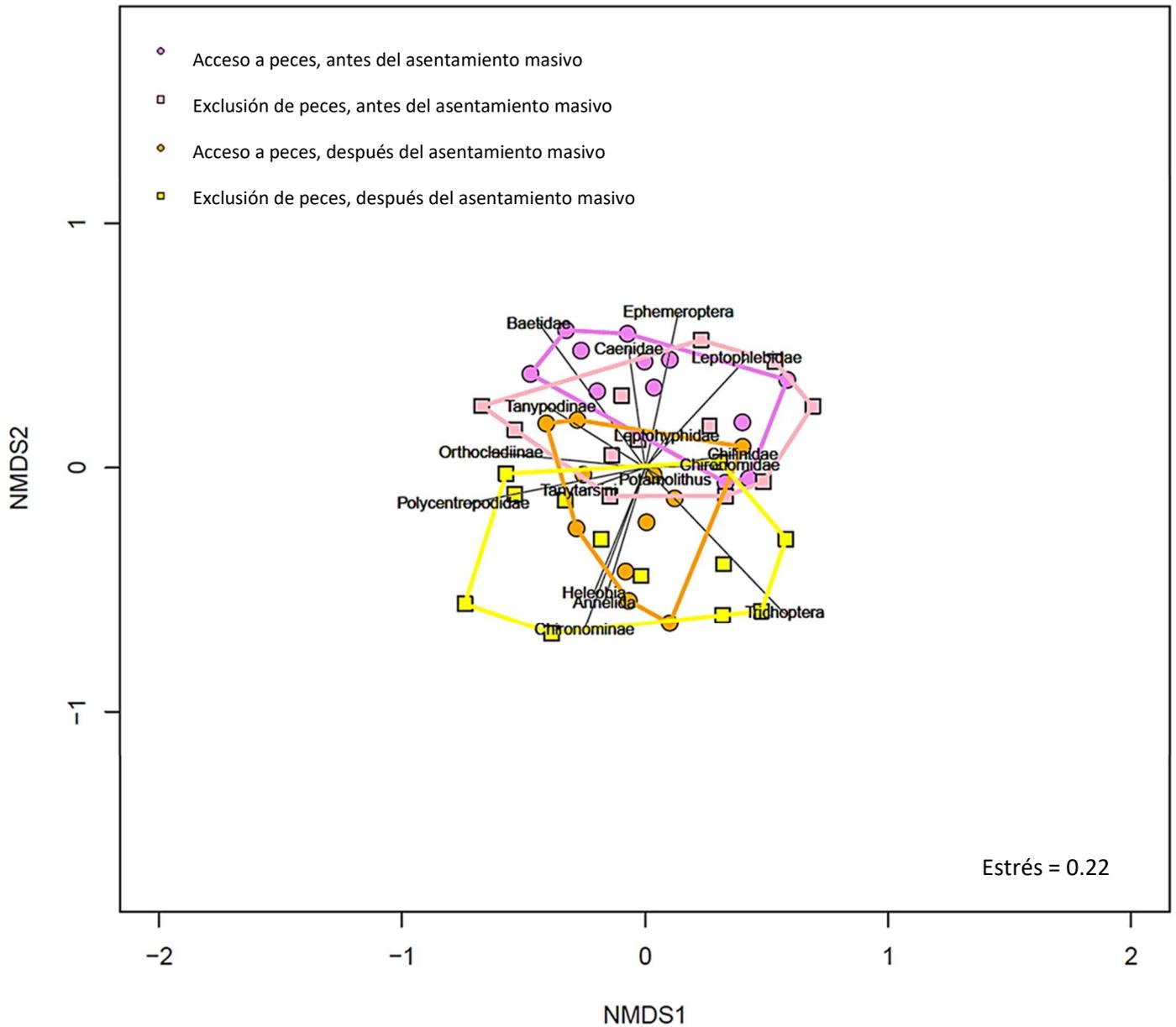


Figura 11. Gráfico nMDS obtenido de una matriz de las abundancias relativas de macroinvertebrados nativos (excluyendo taxones no informativos) en cada sustrato (considerando tratamientos y cada periodo de tiempo). La interacción entre el tratamiento y el asentamiento fue significativa (PERMANOVA; $p = 0.017$), indicando que la composición de la comunidad de macroinvertebrados fue diferente entre los módulos de exclusión y acceso a peces, luego de que el mejillón dorado colonizara de forma masiva los sustratos (áreas en color amarillo y naranja). Por otra parte, no se encontraron cambios significativos en la composición de invertebrados entre tratamientos, antes del asentamiento masivo de *L. fortunei*.

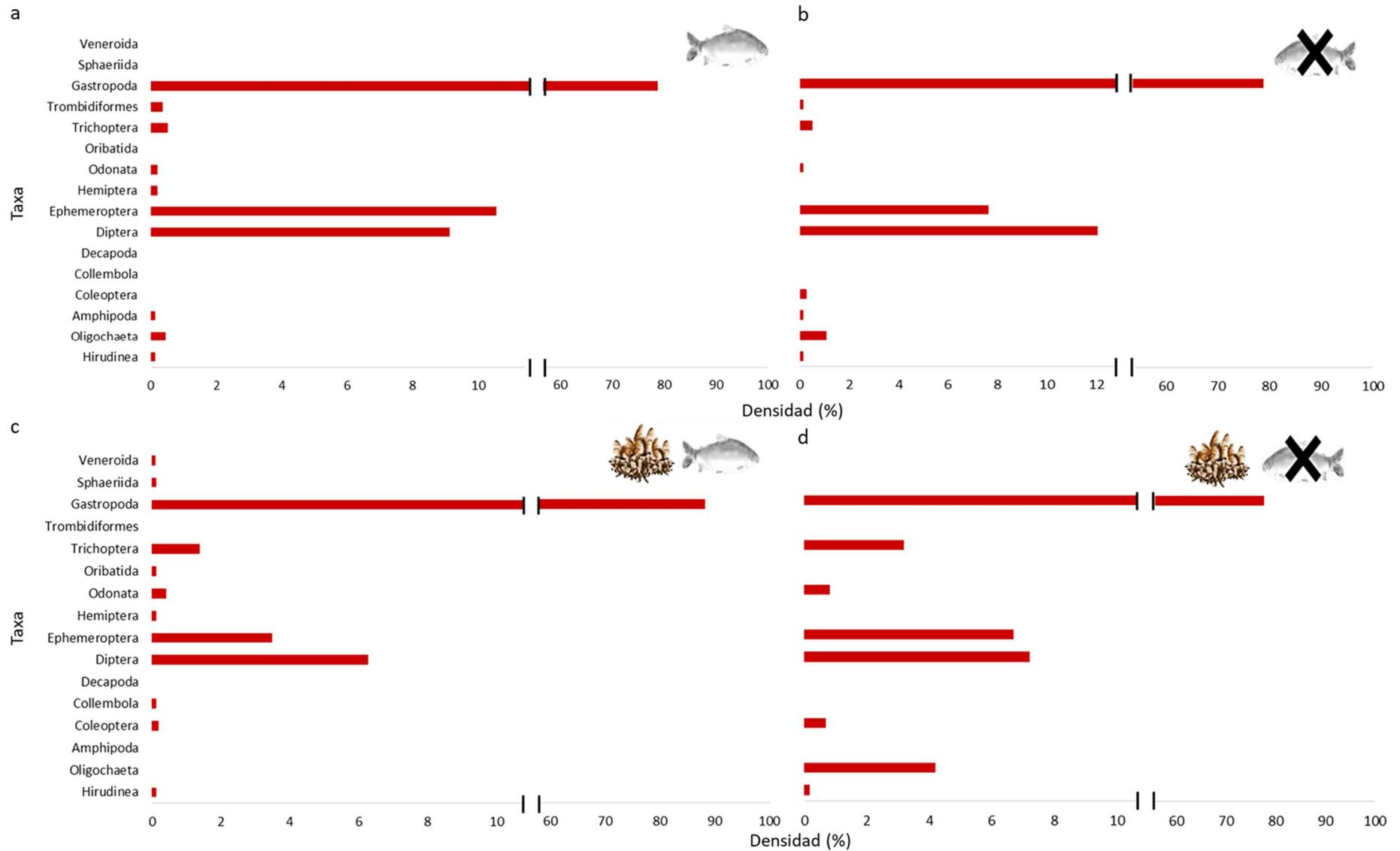


Figura 12. Densidad de cada grupo de macroinvertebrados, expresada como porcentaje, para cada tratamiento y para cada muestreo: **a.** Acceso, antes del asentamiento; **b.** Exclusión, antes del asentamiento; **c.** Acceso, después del asentamiento; **d.** Exclusión, después del asentamiento.

Variación en la densidad total y riqueza de macroinvertebrados nativos

Los resultados de esta sección permiten afirmar que los peces, a través de la depredación sobre *L. fortunei*, generan efectos sobre la densidad total de macroinvertebrados bentónicos nativos colectados, siendo este diferente entre los periodos de tiempo seleccionados (muestreos del día 110 y 181, antes y después del asentamiento masivo del mejillón en los sustratos). Contrariamente, no se encontró un efecto ejercido sobre la riqueza de estos organismos, por tanto, la hipótesis y predicciones asociadas al objetivo 2, se corroboran parcialmente.

En cuanto a la densidad total de macroinvertebrados nativos, la selección de modelos, arrojó que tanto el tratamiento como el asentamiento, son importantes para explicar la densidad encontrada en los sustratos. En este sentido, el modelo ajustado explicó el 38% de la varianza, y los predictores de efecto fijo (asentamiento y tratamiento) explicaron el 26% de la varianza general (Tabla 7). Este modelo indicó a su vez, la existencia de una interacción significativa entre estas dos variables (LRT, $p = 0.0007$). En este sentido, se observó que cuando el mejillón estuvo ausente en los sustratos (o en bajas densidades), la densidad de macroinvertebrados nativos era mayor en los módulos de exclusión ($1561 \pm 718 \text{ ind.m}^{-2}$) que en los módulos de acceso ($1209 \pm 571 \text{ ind.m}^{-2}$). Sin embargo, en presencia de *L. fortunei*, el patrón fue el opuesto, con una menor densidad en los módulos de exclusión ($791 \pm 355 \text{ ind.m}^{-2}$) que en los módulos de acceso a peces ($1432 \pm 729 \text{ ind.m}^{-2}$) (Figura 13).

Con respecto al número total de taxa recolectados (33), el modelo ajustado, incluyendo asentamiento, tratamiento y su interacción como predictores categóricos de efecto fijo, no difirió de un modelo nulo (LRT, $p = 0.980$). Por lo tanto, se indicó que no existieron diferencias significativas en la riqueza de macroinvertebrados nativos entre tratamientos, tanto en ausencia como en presencia de *L. fortunei* (Tabla 7). En este sentido, se concluye que el periodo de tiempo considerado en cada caso (asentamiento), así como la exclusión o acceso de los peces a los sustratos, no provocaron cambios en la riqueza de la fauna bentónica nativa aquí colectada (Figura 14).

Tabla 7. Modelos ajustados para cada variable de respuesta (Densidad y Riqueza). Se detallan las variables seleccionadas para el modelo final (para Densidad), así como el método de selección y su significancia. Finalmente, también se detalla el porcentaje de varianza explicada considerando sólo efectos fijos (R^2m) y efectos fijos y aleatorios en conjunto (R^2c). Para la Riqueza, el modelo ajustado no difirió de un modelo nulo.

Var. de resp.	Modelo final	Vars. de efecto fijo	Var. de efecto aleatorio	Selección	p-valor (test=Chi)	R ² m (%)	R ² c (%)
Densidad	GLMM dist. binomial neg.	Asent*Trat	Módulo	LRT	0.0007	26	30
Riqueza	GLMM dist. poisson	-	-	LRT	0.9798	-	-

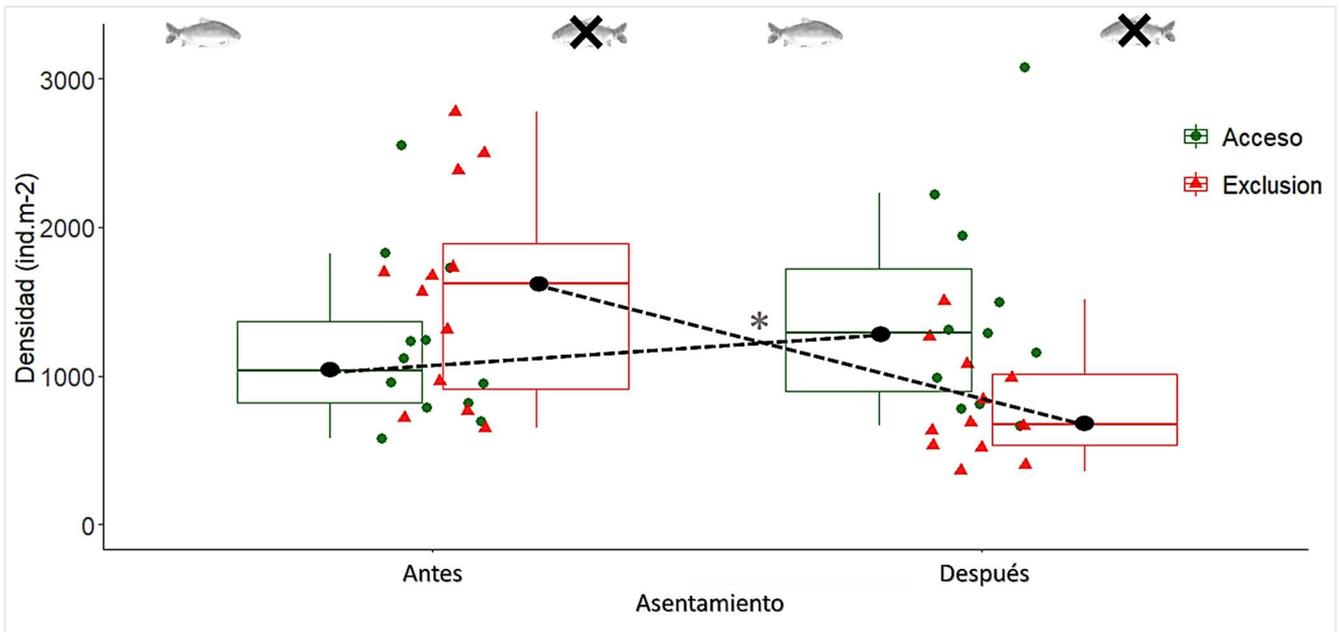


Figura 13. Densidad total de macroinvertebrados nativos recolectados en ambos muestreos (antes y después del asentamiento masivo de mejillón en los sustratos), considerando los tratamientos (acceso y exclusión de peces). En cada boxplot, la línea horizontal representa la mediana, la base representa el primer cuartil (25%) y su parte superior el tercer cuartil (75%). Los bigotes se extienden desde el boxplot hasta los valores mínimo y máximo, indicando aquellos valores no más alejados de la mediana 1,5 veces el rango intercuartil. Las líneas discontinuas indican el cambio en los valores de la mediana entre antes y después del asentamiento, para cada tipo de tratamiento (verde: acceso, rojo = exclusión). * Se indica que la interacción entre el tratamiento y el asentamiento fue significativa (LRT, $p = 0.001$).

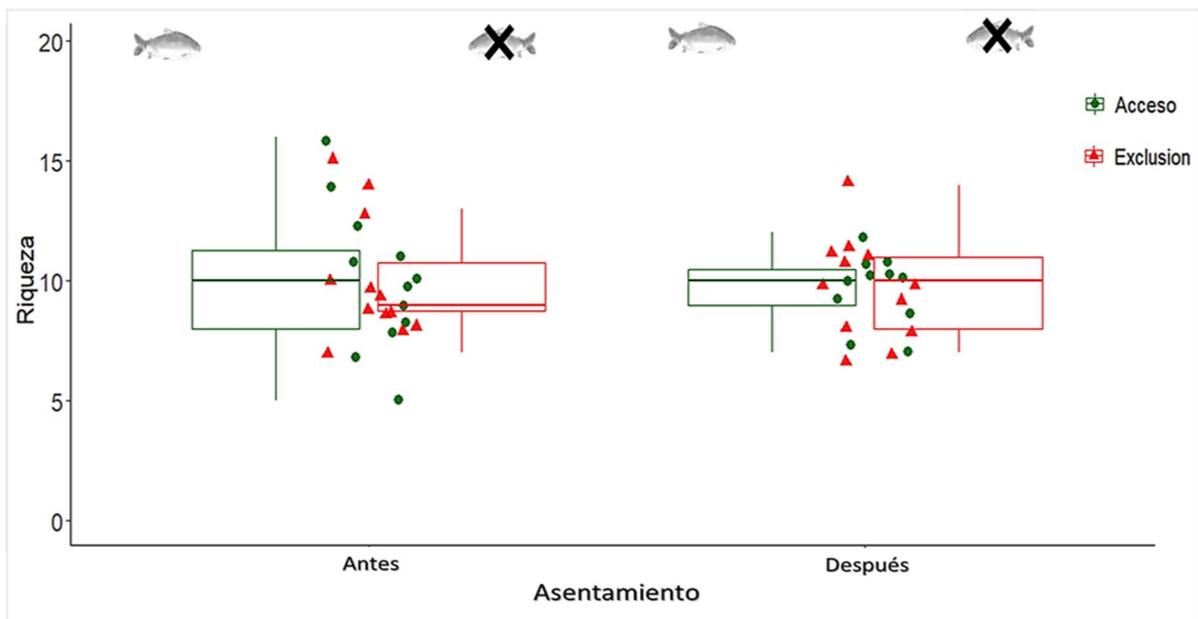


Figura 14. Riqueza de taxa recolectados en ambos muestreos (antes y después del asentamiento masivo de mejillón en los sustratos), considerando los tratamientos (acceso y exclusión de peces). En cada boxplot, la línea horizontal representa la mediana, la base representa el primer cuartil (25%) y su parte superior el tercer cuartil (75%). Los bigotes se extienden desde el boxplot hasta los valores mínimo y máximo, indicando aquellos valores no más alejados de la mediana 1,5 veces el rango intercuartil. La interacción no fue significativa y los valores de riqueza no fueron diferentes en ningún caso (LRT, $p = 0.988$).

Variación de grupos de macroinvertebrados frecuentes

Con respecto a los grupos de macroinvertebrados más frecuentes colectados, los resultados de esta tesis indicaron que los peces generan efectos indirectos sobre las abundancias de dos de los grupos más abundantes y frecuentes como Diptera y Gastropoda, siendo estos efectos diferentes en cada periodo de tiempo considerado (y, por tanto, en presencia o ausencia de *L. fortunei* en los sustratos). Sin embargo, para otros grupos como Ephemeroptera y Tichoptera, la interacción peces-mejillón no influyó en sus abundancias. Por tanto, nuevamente estos resultados apoyan de manera parcial la hipótesis y predicción asociadas al objetivo 2.

Para Diptera y Gastropoda, los modelos ajustados explicaron de forma similar las abundancias encontradas. A partir de estos modelos se encontró que tanto el periodo de tiempo (considerado como el antes y el después del asentamiento del mejillón) como el tratamiento, son importantes para predecir la variación de abundancia de estos dos grupos. En este sentido, los modelos (considerando efectos aleatorios) explicaron 30% y 29% de la varianza, respectivamente, y los predictores de efecto fijo (asentamiento y tratamiento) explicaron 24% y 19%, respectivamente, con una interacción significativa entre ellos (LRT, $p = 0.031$; y $p = 0.009$, respectivamente) (Tabla 8). Por ello, se puede concluir que en ausencia de mejillón en los sustratos (o en bajas densidades), las abundancias de dípteros y gasterópodos fueron mayores en los módulos de exclusión (181 ± 149 ind.m⁻²; 1241 ± 837 ind.m⁻², respectivamente, expresadas en términos de densidad) que en los módulos de acceso a peces (110 ± 107 ind. m⁻²; 953 ± 624 ind.m⁻², respectivamente). Sin embargo, en presencia de altas densidades de mejillón dorado, el patrón fue el opuesto, encontrándose que las abundancias de estos grupos fueron menores en los módulos de exclusión (55 ± 30 ind.m⁻²; 596 ± 318 ind.m⁻², para Diptera y Gastropoda respectivamente) que en los módulos de acceso a peces. (87 ± 70 ind.m⁻²; 1239 ± 757 ind. m⁻², respectivamente) (Figura 15 a, b).

Para los efemerópteros y tricópteros, la selección de modelos indicó que el acceso a peces y la interacción entre peces y mejillón no son variables determinantes de sus abundancias. Específicamente para efemerópteros, el periodo de tiempo considerado (asentamiento) fue la única variable explicativa con significancia para determinar sus abundancias en los sustratos (explicando el 36% de la varianza, Tabla 8). En este sentido, se encontró que la abundancia de estos organismos fue mayor en el muestreo del día 110 (en ausencia o baja densidad de mejillón) (123 ± 71 ind.m⁻², en promedio, considerando ambos tratamientos) que en el muestreo del día 181 (50 ± 30 ind.m⁻², en promedio, considerando ambos tratamientos), cuando las densidades de *L. fortunei* fueron altas (Figura 15c).

Finalmente, para la abundancia de tricópteros, el modelo final indicó que el asentamiento explicó el 32% de la varianza (Tabla 8). Sin embargo, en este caso, el patrón fue diferente, encontrándose que la abundancia de estos

organismos fue menor en el muestreo del día 110 (en ausencia o baja densidad de mejillón) ($6 \pm 8 \text{ ind.m}^{-2}$) que en el muestreo del día 181 ($22 \pm 15 \text{ ind.m}^{-2}$) (Figura 15d).

Tabla 8. Modelos ajustados para cada variable de respuesta (Ab: Abundancia de cada grupo de macroinvertebrados). Se detallan la distribución seleccionada para ajustar la variable de respuesta, las variables categóricas explicativas seleccionadas para el modelo final (Asent: Asentamiento; Trat: Tratamiento), la variable de efecto aleatorio en cada caso, así como el método de selección y su significancia. Finalmente, también se detalla el porcentaje de varianza explicada considerando sólo efectos fijos (R^2m) y efectos fijos y aleatorios en conjunto (R^2c).

Var. de resp.	Modelo final	Vars. de efecto fijo	Var. de efecto aleatorio	Selección	p-valor (test=Chi)	R^2m (%)	R^2c (%)
Ab. Díptera	GLMM dist. bin. neg.	Asent*Trat	Módulo	LRT	0.0311	24	30
Ab. Gastróp	GLMM dist. bin. neg.	Asent*Trat	Módulo	LRT	0.0096	19	29
Ab. Ephemérop	GLMM dist. bin. neg.	Asent	Módulo	LRT	0.9388	36	36
Ab. Trichóptera	GLMM dist. poisson	Asent	Módulo	LRT	0.7068	32	32

En resumen, los resultados aquí expuestos permiten resaltar que, la presencia de peces constituye un factor importante para la abundancia de grupos frecuentes como dípteros y gasterópodos, destacando que el acceso de estos depredadores a los sustratos colonizados por *L. fortunei* (i.e. luego del asentamiento masivo, muestreo del día 181), permite aumentar las abundancias de estos grupos en comparación con los módulos de exclusión. Asimismo, para otros grupos como efemerópteros o tricópteros, la presencia o ausencia de peces y su interacción con *L. fortunei* parece ser un factor poco relevante para determinar la variación en las abundancias entre ambos muestreos, ya que la tendencia (aumento o disminución de abundancia) es similar entre módulos de acceso y exclusión considerando ambos periodos de tiempo (día 110 y 181, respectivamente).

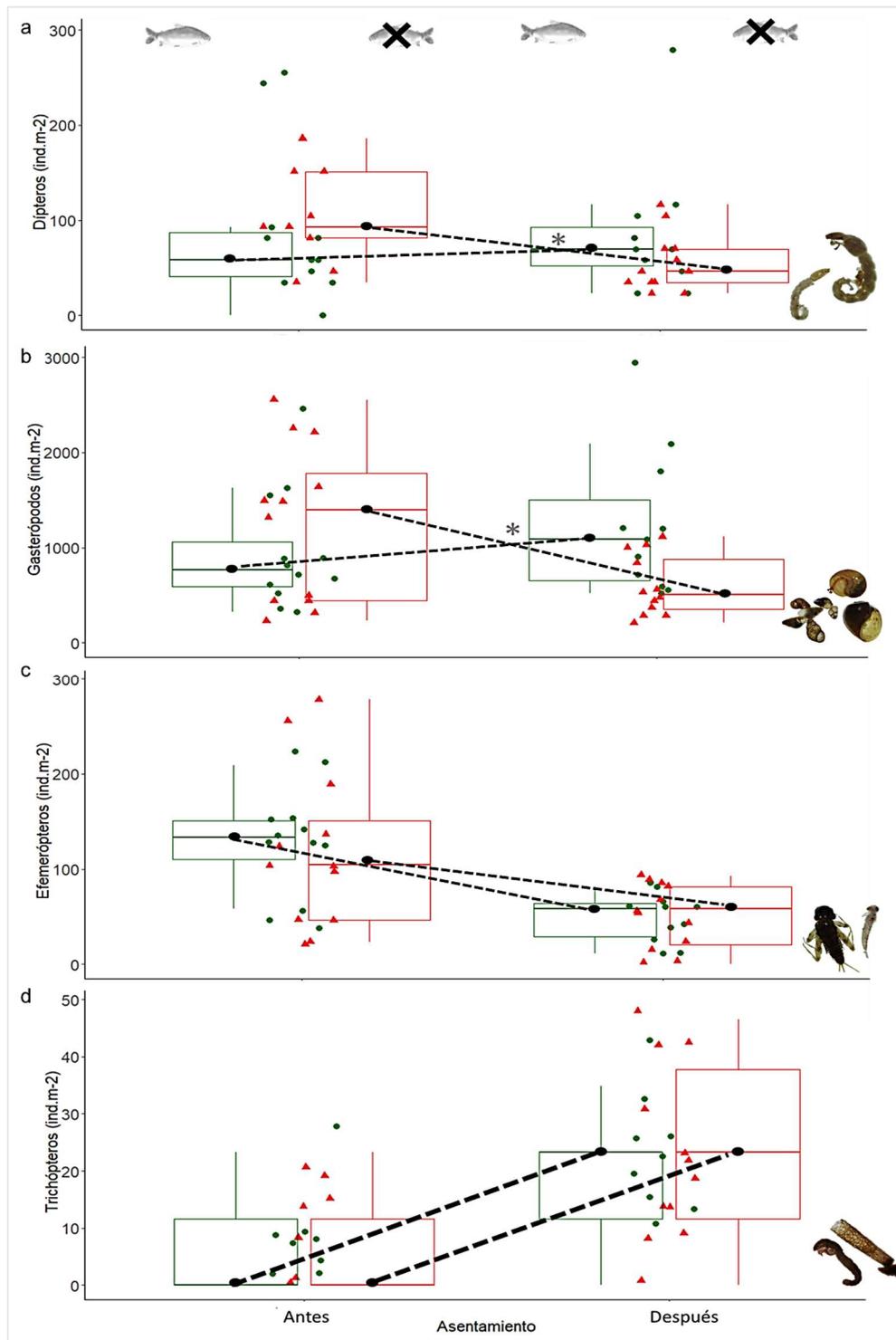


Figura 15. Densidad de grupos de macroinvertebrados frecuentes (**a.** Diptera, **b.** Gastropoda, **c.** Ephemeroptera, **d.** Trichoptera) recolectados en ambos muestreos (antes y después del asentamiento masivo de mejillón), considerando los tratamientos (acceso y exclusión de peces). En cada boxplot, la línea horizontal representa la mediana, la base representa el primer cuartil (25%) y su parte superior el tercer cuartil (75%). Los bigotes se extienden desde el boxplot hasta los valores mínimo y máximo, indicando aquellos valores no más alejados de la mediana 1,5 veces el rango intercuartil. Las líneas discontinuas indican el cambio en los valores de la mediana entre antes y después del asentamiento, para cada tipo de tratamiento (verde: acceso, rojo = exclusión). * Se indica que la interacción entre el tratamiento y el asentamiento fue significativa tanto para dípteros como gasterópodos. Para efemerópteros y tricópteros la interacción no fue significativa.

Discusión

Los resultados de este estudio permiten afirmar que aquellos peces depredadores de *L. fortunei* en el Río Uruguay son capaces de mitigar, al menos parcialmente, algunos de los efectos negativos que ejerce este invasor sobre la fauna bentónica nativa. Específicamente, la depredación por peces parece mitigar los efectos producidos por la presencia de este mejillón sobre la densidad total de macroinvertebrados, así como sobre las abundancias de grupos tan comunes como gasterópodos y dípteros. Sin embargo, esto no ocurrió para otros grupos como efemerópteros o trichópteros ni para riqueza total, por tanto, la hipótesis y predicciones postuladas previamente, fueron corroboradas parcialmente.

A continuación, se discuten en primera instancia aspectos descriptivos de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos colectados. Posteriormente se evalúan los potenciales efectos asociados a la presencia del mejillón en el río, de acuerdo a los resultados obtenidos y a investigaciones previas. Y finalmente se analiza el rol de los peces en la mitigación de los efectos de esta invasión sobre la fauna bentónica nativa.

Comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos del bajo Río Uruguay

En la actualidad, la evidencia científica documentada sobre la fauna bentónica nativa en el Río Uruguay es prácticamente inexistente. Boccardi (2012), identificó la comunidad de invertebrados bentónicos en dos zonas diferentes del bajo Río Uruguay (en el marco de la instalación de la planta de celulosa UPM S.A), registrando una gran cantidad de taxa (46), de los cuales, muchos también fueron encontrados en este trabajo (e.g. Oligochaeta, Hirudinea, varios grupos de gasterópodos representados por Heleobia, Chironomidae y *Potamolithus* spp.; varias tribus de Chironomidae, entre otros). Sin embargo, es destacable el hecho de que, en esta investigación previa, los invertebrados fueron muestreados mediante draga, una metodología diferente a la utilizada en esta tesis, enfocada específicamente a la dinámica de los organismos presentes en sustratos duros.

Por tanto, esta tesis aporta un insumo adicional para conocer la comunidad de macroinvertebrados presentes en el fondo de este río. Si bien en muchos casos, los taxa no pudieron ser identificados al menor nivel taxonómico posible, este documento puede representar una línea de base para futuros trabajos que profundicen en esta temática.

Composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos ante la presencia del mejillón dorado

Si bien estrictamente, los muestreos analizados en este trabajo no son sinónimos de presencia y ausencia de *L. fortunei* en los sustratos (debido a que puede haber implicancia de otros factores como cambios de temperatura y otros parámetros físico-químicos del agua, cambios en la dinámica de la biota por desplazamientos o por su ciclo de vida, entre otros), en esta tesis se sostiene que el mayor cambio producido durante esos 71 días fue el asentamiento del mejillón, destacándose abundancias muy bajas en el muestreo del día 110 y abundancias significativamente superiores para el día 181 (consultar también Anexo 1 por parámetros físico-químicos). En este sentido, para comprender particularmente el efecto aislado del mejillón dorado sobre los macroinvertebrados bentónicos nativos, es necesario enfatizar las comparaciones entre el asentamiento (en ausencia y presencia de mejillones) en los módulos de exclusión (es decir, en un escenario donde no hay peces), pero únicamente, cuando este patrón difiere del observado en los módulos de acceso a peces (asemejándose a lo que ocurría naturalmente en el río).

Estas comparaciones indicaron que en el muestreo del día 181 (en presencia de altas densidades de mejillones), se produjeron fuertes cambios en la composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos nativos. Específicamente, se encontró que cuando *L. fortunei* colonizó los sustratos, la densidad total de macroinvertebrados bentónicos, y las abundancias de dípteros y gasterópodos disminuyeron fuertemente en los tratamientos de exclusión de peces, sugiriendo un fuerte efecto del mejillón en la reducción de la fauna nativa.

Estos hallazgos resultan ser muy novedosos, ya que si bien se han reportado bioincrustaciones puntuales de *L. fortunei* sobre algunos gasterópodos, bivalvos y cangrejos nativos en otros sistemas sudamericanos (e.g. Darrigran *et al.*, 1998; Mansur *et al.*, 1999; 2003; López, 2009; Rojas Molina & Williner, 2013) y específicamente en el Río Uruguay (Eugui *et al.*, 2012; obs. Pers); la mayoría de estos informes se han centrado en la inspección visual de taxa particulares, principalmente con un enfoque descriptivo. Por tanto, antes de esta investigación, no existían estudios cuali y cuantitativos que documentaran impactos negativos de esta invasión sobre la fauna bentónica nativa.

Si bien los mecanismos por lo cuales el mejillón afecta a los macroinvertebrados bentónicos, no fueron explorados en esta tesis, pueden sugerirse algunos de ellos con el fin de proporcionar un insumo para futuras investigaciones.

Además del efecto negativo producido por el bio-fouling de *L. fortunei* sobre otros organismos (afectando posiblemente estructuras de protección y generando problemas en la locomoción, Eugui *et al.*, 2012), se han sugerido varias causas determinantes del impacto de esta invasión sobre las comunidades bentónicas.

Específicamente, la mayor acumulación de materia orgánica en el sustrato bentónico, producido por las heces y pseudoheces de miles de individuos en las colonias de mejillones, podría implicar una disminución en el perifiton adherido a las superficies rocosas del fondo. El perifiton es el alimento principal de muchos organismos que presentan adaptaciones morfológicas y comportamentales para pastorear sobre este recurso (e.g. gasterópodos, efemerópteros y quironómidos (Cummins & Klug, 1979; Díaz Villanueva, 2001); por tanto, la invasión de *L. fortunei* podría provocar un desplazamiento de estos taxa.

Si bien en esta tesis no se reportan datos de disponibilidad de materia orgánica y perifiton, es importante destacar que, en los diferentes muestreos realizados, ambas fueron medidas. Particularmente, la abundancia de estas algas bentónicas fue significativamente inferior (ANOVA, $p < 0.05$) en los módulos de exclusión de peces, para el muestreo del día 181 (en presencia de altas densidades de mejillón), en comparación con los módulos de acceso a peces (datos mostrados en González-Bergonzoni, 2018). Por ello, la presencia de mejillones parece estar relacionada con una reducción en el perifiton asociado a los sustratos, pudiendo afectar a organismos que se aprovechan de este recurso (e.g. organismos raspadores como los gasterópodos). Si bien existen estudios que destacan el incremento en la disponibilidad de perifiton ante la invasión de *L. fortunei* (e.g. Cataldo *et al.*, 2012b), es importante aclarar que los reportes previos se basan en el análisis de cambios en la proporción de nutrientes en la columna de agua. Durante los muestreos realizados en esta investigación, las algas bentónicas fueron medidas mediante fluorómetro de campo directamente sobre los sustratos, por tanto, los estudios no pueden ser comparables. En este sentido se sostiene que, si bien podría haber un efecto en la proporción de nutrientes, provocando un aumento en las algas asociadas a la columna de agua, la acumulación de materia orgánica en el fondo del río parece afectar directamente a las algas bentónicas asociadas al mismo. Sin embargo, para obtener conclusiones certeras, se vuelve necesario incorporar a este tipo de investigaciones los datos de disponibilidad de materia orgánica y perifiton asociado a las colonias de mejillones (entre otros), con el fin de entender en un contexto general, los posibles mecanismos por los cuales la invasión del mejillón afecta a estos recursos y consecuentemente a los macroinvertebrados bentónicos.

Otro de los mecanismos sugeridos por los cuales la presencia de *L. fortunei* podría afectar a ciertos grupos de invertebrados es el aumento en la complejidad estructural del hábitat. Esta complejidad podría brindar por ejemplo, una mayor oportunidad de “caza” a varios taxa con hábitos depredadores (e.g. hirudíneos) (Boltovskoy & Correa, 2015), proporcionándoles una gran cantidad de presas (e.g. quironómidos), implicando una reducción en la abundancia de estas últimas. Asimismo, es sabido que, a través de la filtración, el asentamiento de *L. fortunei* en el fondo del río provoca una reducción en el plancton disponible (e.g. Cataldo *et al.*, 2012b); esto, consecuentemente podría generar mecanismos de competencia con otros organismos filtradores (e.g. bivalvos nativos).

Por otra parte, los principales resultados obtenidos en esta tesis no concuerdan con lo reportado en investigaciones previas que abordan esta temática (e.g. Sylvester *et al.*, 2007a; Boltovskoy *et al.*, 2009; Karatayev *et al.*, 2010; Burlakova *et al.*, 2012; Duchini *et al.*, 2018), las cuales reportan a *L. fortunei* como un agente facilitador de varios grupos de invertebrados nativos y no se indican impactos negativos para ningún grupo en particular.

Específicamente, estos estudios destacan que grupos como Oligochaeta, Nematoda e Hirudinea, se ven favorecidos por la presencia de mejillón dorado, aumentando significativamente sus abundancias, luego de la invasión. Esta facilitación, parece estar asociada a la provisión de sustrato, refugio ante depredadores y disponibilidad de alimento para taxa con hábitos alimenticios específicos (Sardiña *et al.*, 2008; Boltovskoy & Correa, 2015), por medio del enriquecimiento de sedimentos con materia orgánica (Boltovskoy & Correa, 2015). Por ejemplo, los oligoquetos son organismos que se alimentan principalmente de depósitos, por lo tanto, se espera que se vean favorecidos por la gran cantidad de materia orgánica producida.

En esta tesis, no se identificaron nemátodos y las abundancias de grupos como Oligochaeta e Hirudinea fueron relativamente bajas, sin embargo, los valores promedio de abundancias de oligoquetos que se muestran en la Tabla 4, podrían sugerir que este grupo parece verse beneficiado en relación a la presencia de *L. fortunei* en los sustratos. De todas formas, debido a que no se realizaron análisis de estos datos, no se puede aseverar el impacto de la invasión sobre estos grupos. Asimismo, también es importante destacar que los grupos de macroinvertebrados colectados en este estudio y en las investigaciones anteriormente mencionadas fueron diferentes, principalmente por haber sido realizados en distintos sistemas y con configuraciones experimentales diferentes (óptimas para cada sitio de estudio, Río Uruguay provisto de sustratos rocosos vs. Río Paraná provisto por fondos con sedimento fino). Además de ello, también es importante destacar que este trabajo fue representativo de un período total de 181 días de colonización de macroinvertebrados, siendo el efecto del mejillón claro y presente en los últimos 71 días del experimento (después del asentamiento masivo de *L. fortunei* en los sustratos) mientras que los otros estudios han considerado períodos de tiempo más largos, posteriores al asentamiento (e.g. Sylvester *et al.*, 2007a; Duchini *et al.*, 2018). Por estas razones, aquí se fundamenta que los resultados de esta tesis no se contraponen con lo expuesto en otros trabajos, sino que son meramente diferentes, por analizar distintas comunidades bentónicas. En este sentido, la evidencia documentada aquí y en otros estudios parecen sustentar los hallazgos de Strayer (2009), quien analizó las consecuencias de la invasión de *D. polymorpha* (mejillón invasor del hemisferio norte) en el río Hudson mostrando que la presencia de estos mejillones puede favorecer a muchos grupos de invertebrados asociados, pero disminuye la abundancia de muchos otros taxones. En este trabajo asumimos que el mejillón dorado actúa de manera similar en los sistemas invadidos, ejerciendo múltiples impactos sobre la fauna nativa (tanto positivos como negativos), los cuales deben ser estudiados con mayor detalle.

En resumen, esta tesis informa y destaca que la invasión de *L. fortunei* puede alterar la estructura y composición del bentos, afectando las abundancias de grupos frecuentes y abundantes, repercutiendo directamente en la densidad total de macroinvertebrados nativos. Sin embargo, también es necesario resaltar que la variación encontrada en las abundancias de algunos grupos de macroinvertebrados puede estar dada por una multiplicidad de factores asociados al tiempo entre los muestreos realizados (entre el día 110 y 181). Por ejemplo, este trabajo reveló que las abundancias de grupos frecuentes como efemerópteros y tricópteros variaron en el tiempo, es decir, entre el muestreo del día 110 y el muestreo del día 181 (en bajas y altas densidades de mejillón, respectivamente), sin considerar el acceso o la exclusión de peces. Específicamente la abundancia de Ephemeroptera fue menor luego de la colonización masiva del mejillón en los sustratos; ocurriendo de forma similar tanto en módulos de exclusión como en los módulos de acceso a peces. Del mismo modo, para Trichoptera, el patrón de aumento de sus abundancias después de la colonización masiva de mejillones en los sustratos, ocurrió de manera similar en los tratamientos de exclusión y acceso a peces, donde las densidades de *L. fortunei* fueron contrastantes.

En este sentido, el patrón de variación de abundancias no se puede atribuir estrictamente a los mejillones y/o a los impactos negativos de los peces, sin tener en cuenta el efecto del tiempo y los posibles fenómenos asociados al mismo. Una de las causas de las variaciones en abundancia podría ser el ciclo natural de estos taxa; los cuales podrían potencialmente emerger en verano, provocando una reducción de las larvas acuáticas en los meses de mayor temperatura del agua (coincidiendo con los días en que se llevó a cabo el experimento). Asimismo, también podrían considerarse el desplazamiento de estos animales (en busca de alimento o refugio a zonas aledañas), así como la dinámica de otros organismos no blanco y las interacciones interespecíficas (e.g. competencia aparente; Holt, 1984), los cuales podrían implicar una reducción de las abundancias de estos grupos en los sustratos. A su vez, los parámetros físico-químicos del agua (e.g. temperatura, profundida, nivel del río) así como cambios específicos en el ambiente también podrían influir y forzar cambios en las densidades de diversos grupos. Si bien la incorporación de estos factores al estudio no parece ser tarea sencilla (debido por ejemplo a la limitación en conocimientos sobre historias de vida de los organismos bentónicos), se sugiere enfáticamente la consideración de estas variables en futuras investigaciones con el fin de entender más en detalle las causas y mecanismos de variación en las abundancias de la fauna bentónica.

Composición de la comunidad de macroinvertebrados nativos ante la presencia del mejillón dorado y de peces depredadores

Las interacciones significativas entre los muestreos seleccionados y el acceso y exclusión de peces encontradas para varios de los parámetros de la

estructura de la comunidad de macroinvertebrados, destacan la importancia de los peces depredadores de este mejillón para la persistencia de la fauna nativa del río. En este sentido, los resultados aquí expuestos indicaron que el acceso de peces a los sustratos colonizados por *L. fortunei*, contribuyó a recuperar las abundancias de grupos nativos tan frecuentes como gasterópodos o dípteros y la densidad total de macroinvertebrados, acercándose a las reportadas en condiciones similares a las naturales (módulos de acceso, muestreo del día 110).

Si bien muchas especies de peces son depredadores de varios grupos de macroinvertebrados nativos en condiciones naturales (como lo sugieren las diferencias en las abundancias de macroinvertebrados entre módulos de acceso y exclusión, en el muestreo del día 110), ante el escenario de la invasión (en condiciones de altas densidades de mejillón en los sustratos) los peces depredan sobre este bivalvo, contribuyendo indirectamente a mantener las abundancias de la fauna nativa. En este sentido, puede sugerirse que si los peces no estuvieran presentes (siguiendo lo observado en los módulos de exclusión de peces), la estructura y composición del bentos cambiaría notablemente ante la presencia de este invasor. Esto enfatiza la importancia de las interacciones depredador-presa y sus efectos en cascada sobre otros niveles del ecosistema en contextos de invasiones biológicas, ya que las mismas pueden volverse fundamentales para contribuir en la persistencia de las especies nativas (e.g. Slobodkin, 1961; Paine, 1966; 1974; Thorp & Casper, 2003; Bartsch *et al.*, 2005).

Algunos trabajos clásicos en ecología (e.g. Paine, 1996) han hipotetizado que la diversidad y abundancia de grupos nativos está relacionada con la eficiencia con la que los depredadores evitan el monopolio ejercido por una especie en particular. Este estudio concuerda con esta afirmación y enfatiza la importancia de los peces, ya que según los resultados aquí expuestos, estos organismos parecen cambiar de depredadores que reducen la densidad de macroinvertebrados nativos, a convertirse en “aliados” que ayudan a mitigar el desplazamiento de varios taxa ante el escenario de la invasión de *L. fortunei*.

Si bien no se ha demostrado el efecto que tiene el mejillón sobre los depredadores (i.e. aumento o disminución de sus poblaciones) ni se han reportado cambios en las tasas de depredación del mejillón en el tiempo, se esperaría que los peces sigan moderando las densidades de este invasor en el río. Sin embargo, se vuelve interesante evaluar el verdadero rol de los peces depredadores ante esta invasión en un largo periodo de tiempo, para analizar si el efecto moderador de los peces varía temporal o espacialmente según sus abundancias y si, consecuentemente, los efectos en cascada producidos por esta interacción pueden provocar efectos perjudiciales para las comunidades bentónicas (e.g. hiperdepredación, competencia aparente; Holt, 1984; Courchamp *et al.*, 2000). Por tanto, se sugiere considerar estos aspectos en futuras investigaciones con el fin de entender la dinámica de estas interacciones ante el complejo contexto de la invasión de *L. fortunei* y evaluar el verdadero rol de cada componente en el ecosistema.

Consideraciones sobre el diseño experimental

A través de investigaciones previas, los experimentos de encierro o exclusión *in situ* se han tomado como una forma práctica de identificar fuertes interacciones interespecíficas, tanto en arroyos (e.g. Peckarsky 1980) como en grandes ríos (e.g. Thorp *et al.*, 1996; 1998; Jack & Thorp 2002). En este sentido, en este trabajo se consideró que el diseño experimental utilizado fue adecuado para responder las interrogantes iniciales. Sin embargo, existieron debilidades que merecen ser destacadas y deben ser consideradas para futuras investigaciones.

En primera instancia, aunque el tiempo en el que se llevó a cabo el experimento, permitió obtener importantes conclusiones sobre la dinámica entre peces, mejillón dorado y los macroinvertebrados nativos; es importante tener en cuenta que los resultados obtenidos representan una “foto” de la comunidad en cada momento (días 110 y 181, respectivamente). Si bien se realizaron varios muestreos (cada 20 días aprox) durante los 181 días en que se corrió dicho experimento, debido a la logística y tiempos estipulados para la realización de este proyecto de Maestría, muchas de las muestras no fueron analizadas. En este sentido, incluir el análisis de datos correspondientes a dichos muestreos implicaría una escala temporal mayor y consecuentemente, se podría obtener un panorama más amplio de las fluctuaciones de la comunidad de macroinvertebrados nativos, así como de las interacciones con *Limnoperna* y peces.

Por otra parte, como se mencionó anteriormente, es importante destacar que los muestreos del día 110 y del día 181 no representaron estrictamente el efecto aislado de la ausencia y presencia de mejillón en los sustratos, respectivamente. Entre estos dos periodos, el efecto del tiempo en sí mismo pudo haber influido en la dinámica de la comunidad analizada, a través de distintos fenómenos (e.g. ciclos de vida, desplazamientos, hábitos comportamentales de cada taxa, fluctuaciones en los parámetros físico-químicos del río, entre otros). Por tanto, se vuelve necesario tener en cuenta estos potenciales efectos a la hora de concluir con respecto a los impactos del mejillón sobre los organismos nativos, tal y como se hizo en este trabajo.

Asimismo, con respecto a las conclusiones obtenidas sobre el rol de los peces en la mitigación de los impactos de la invasión sobre las comunidades bentónicas nativas, sería interesante incorporar a futuro tratamientos de acceso y exclusión de peces que permitieran el asentamiento de la fauna bentónica nativa e impidieran la colonización del mejillón. Con estos tratamientos se podría cuantificar la relevancia de los peces como agentes mitigantes de los impactos generados (e.g. cuánto contribuyen los peces a alcanzar las abundancias de macroinvertebrados en condiciones iniciales o de “pre-invasión”). Si bien la inclusión de este tipo de tratamientos parece imposible de realizarse por medio de estudios en campo (tal y como el realizado en esta investigación), podrían utilizarse experimentos de laboratorio (i.e. manipulando

las abundancias de *L. fortunei* y la inclusión y/o exclusión de peces) como forma de complementar los resultados aquí expuestos.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Esta tesis, representa un estudio integral sobre el papel de los peces como agentes de mitigación de la invasión de *L. fortunei* en los litorales rocosos del bajo Río Uruguay. Aquí se informa que varias especies de peces nativas, ejercen una presión de predación sobre este bivalvo, actuando consecuentemente, como moderadores naturales de algunos de los impactos ecológicos de esta especie invasora. Específicamente, la presencia de peces depredadores implica un efecto indirecto en las comunidades de macroinvertebrados bentónicos nativos, restaurando en parte sus abundancias o, al menos, evitando que algunos grupos sean altamente desplazados. Por tanto, se enfatiza la conservación y preservación de especies de peces nativas, las cuales, a través de la incorporación del mejillón como un nuevo ítem en su dieta, pueden contribuir a mitigar los principales impactos de esta invasión a nivel ecosistémico.

Actualmente, la limitada evidencia existente sobre el uso de peces como agentes de biocontrol para la invasión de *L. fortunei*, hace que la posible aplicación de estos organismos como medida de manejo parezca compleja y riesgosa; sin embargo, este documento representa una línea de base para futuras investigaciones y enfatiza la importancia de preservar las especies de peces nativas que consumen este bivalvo, pudiendo convertirse en un elemento clave en la evaluación de medidas paliativas del progreso de la invasión. En este sentido, se sugiere la generación de estudios que comparen los impactos del mejillón dorado en lugares desprovistos de peces consumidores de *L. fortunei* y donde los mismos están presentes, con el fin de evaluar el real impacto del mejillón ante la ausencia de sus principales depredadores.

Finalmente, es importante destacar que se tiene previsto para una investigación futura, determinar el efecto de la interacción peces-mejillón sobre el sustento energético de las redes tróficas bentónicas, y analizar los cambios producidos en las mismas luego de la invasión de *L. fortunei*. Para ello, en cada uno de los muestreos realizados, se obtuvieron muestras de todos los recursos basales, macroinvertebrados y peces, con el fin de reconstruir las tramas tróficas a través del análisis de isótopos estables y análisis de vías (en el marco de un futuro proyecto de Doctorado). Con estos análisis se podría determinar estadísticamente los mecanismos más probables de impacto del mejillón y el rol de los peces en su mitigación. Por tanto, se planea entonces, integrar los resultados obtenidos a través de estos análisis con la evidencia recolectada en este trabajo, para dar mayor sustento a la información ya generada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Achkar, M., A. Domínguez, & F. Pesce, 2013. Cuencas Hidrográficas del Uruguay. Situación y perspectivas ambientales y territoriales. Programa Uruguay Sustentable. Redes Amigos de la Tierra.

Anderson, M. J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26: 32–46.

Anderson, M. J. & D. Walsh, 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*. 83(4): 557–574.

Balassa, G. C., R. Fugii, N. S. Hahn & A. B. Galina, 2004. Dieta de espécies de Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 94(1): 77–82.

Bampfylde, C. J., J. A. Peters & A. M. Bobeldyk, 2010. A literature analysis of freshwater invasive species research: are empiricists, theoreticians, and economists working together?. *Biological Invasions*. 12(5): 1207–1219.

Barbosa, N. P. U., F. A. Silva, M. D. De Oliveira, M. A. D. S. Neto, M. D. DeCarvalho & A. V. Cardoso, 2016. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae): First record in the São Francisco River basin, Brazil. *Check List*, 12, 1846.

Barnard, C., C. Martineau, J. J. Dodson & W. F. Vincent, 2006. Trophic position of zebra mussel veligers and their use of dissolved organic carbon. *Limnol Oceanogr* 51: 1473–1484.

Barton, K., 2018. MuMIn: Multi-Model Inference.

Bartsch, M. R., L. A. Bartsch & S. Gutreuter, 2005. Strong effects of predation by fishes on an invasive macroinvertebrate in a large floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*. 24(1): 168–177.

Bates, D., M. Mächler, B. Bolker & S. Walker, 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4.

Bellotti, N., R. Romagnoli & B. Del Amo, 2007. Pinturas no contaminantes para la protección antiincrustante. SAM/CONAMET 629–633.

Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarošík & D. M. Richardson, 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution*. 26(7): 333–339.

Boccardi, L. 2012. Estructura de la comunidad bentónica en un tramo inferior del Río Uruguay y potenciales indicadores para la evaluación de efluentes de plantas de celulosa.

Boltovskoy, D. & D. H. Cataldo, 1999. Population dynamics of *Limnoperna fortunei*, an invasive fouling mollusc, in the Lower Paraná River (Argentina). *Biofouling*. 14: 255–263.

Boltovskoy, D. & N. Correa, 2015. Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America. *Hydrobiologia*. 746: 81–95.

Boltovskoy, D., N. Correa, D. Cataldo & F. Sylvester, 2006. Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions*. 8: 947–963.

Boltovskoy, D., A. Karatayev, L. Burlakova, D. Cataldo, V. Karatayev, F. Sylvester & A. Marinelarena, 2009. Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia*. 636(1): 271–284.

Boltovskoy, D., M. Xu & D. Nakano, 2015. Impacts of *Limnoperna fortunei* on man-made structures and control strategies: general overview. In: *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel* (D. Boltovskoy, ed.), pp. 375–393. *Springer International Publishing*, Cham, Switzerland.

Brugnoli, E., J. M. Clemente, L. Boccardi, A. Borthagaray & F. Scarabino, 2005. Golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae) distribution in the main hydrographical basins of Uruguay: Update and predictions. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 77: 235–244.

Brugnoli, E., J. M. Clemente, G. Riestra, L. Boccardi, L. & A. Borthagaray, 2006. Especies acuáticas exóticas en Uruguay: situación, problemática y gestión. Pp. 351–362. In: R. Menafra, L. Rodríguez, F. Scarabino & D. Conde (eds.). Bases para la conservación y manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay.

Brugnoli, E., M. J. Dabiez, J. M. Clemente & P. Muniz, 2011. *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) en el sistema de embalses del Río Negro, Uruguay. *Oecologia Australis*. 15: 576–592.

Brugnoli E., R. Russo, M. Mandiá & P. Muñiz, 2012. Estudios para la mitigación del macrofouling ocasionado por especies invasoras acuáticas en áreas industriales y de servicio en Uruguay. In: Aber A, Ferrari G, Porcile JF, Rodríguez E, Zerbino S (eds) Identificación de prioridades para la gestión nacional de las especies exóticas invasoras, Comité Nacional de Especies Exóticas Invasoras, Montevideo 62–83.

Burlakova, L. E., A. Y. Karatayev, V. A. Karatayev, 2012. Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia*. 685:121–134.

Calazans, S. H. C., J. A. Americo, F. D. Fernandes, D. C. Aldridge, M. D. Rebelo, 2013. Assessment of toxicity of dissolved and microencapsulated biocides for control of the golden mussel *Limnoperna fortunei*. *Marine Environmental Research*. 91:104–108.

Cantanhêde, G., N. S. Hahn, E. A. Gubiani & R. Fugii, 2008. Invasive molluscs in the diet of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821) (Pisces, Doradidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish*. 17(1): 47–53.

Capdevila-Argüelles, L., B. Zilletti & V. A. Suárez-Álvarez, 2013. Causas de la pérdida de biodiversidad: Especies Exóticas Invasoras. *Memorias Real Sociedad Española de Historia Natural*. 2a. época, 10.

Capinha, C., F. Essl, H. Seebens, D. Moser & H. M. Pereira, 2015. The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*. 348: 1248–1251.

Caraco, N. F., J. J. Cole, P. A. Raymond, D. L. Strayer, M. L. Pace, S. E. G. Findlay & D. T. Fischer, 1997. Zebra mussel invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing. *Ecology*. 78: 588–602.

Caraco, N. F., J. J. Cole & D. L. Strayer, 2006. Top-down control from the bottom: REGULATION of eutrophication in a large river by benthic grazing. *Limnology and Oceanography*. 51: 664–670.

Carlsson, N. O., H. Bustamante, D. L. Strayer & M. L. Pace, 2011. Biotic resistance on the increase: native predators structure invasive zebra mussel populations. *Freshwater Biology*. 56(8): 1630–1637.

Carlton, J. T., 1989. Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology*. 3:265–273.

Carlton J. T., 1992. Introduced marine and estuarine mollusks of north america: an end of the 20th century perspective. *Journal of Shellfish Research*. 11: 489–505.

Cataldo, D., 2015. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with adult fishes. In *Limnoperna Fortunei* (pp. 231-248). *Springer*, Cham.

Cataldo, D., D. Boltovskoy, V. Marini & N. Correa, 2002. Limitantes de *Limnoperna fortunei* en la cuenca del Plata: la predación por peces. Tercera jornada sobre conservación de la fauna íctica en el río Uruguay. Paysandu, Uruguay, La Comisión Administradora de Río Uruguay.

Cataldo, D. H., D. Boltovskoy & M. Pose, 2003. Toxicity of chlorine and three non-oxidising molluscicides to the pest mussel *Limnoperna fortunei*. *Journal of the American Waterworks Association*. 95: 66–78.

Cataldo, D., I. O'Farrell, E. Paolucci, F. Sylvester & D. Boltovskoy, 2012a. Impact of the invasive golden mussel (*Limnoperna fortunei*) on phytoplankton and nutrient cycling in South America. *Aquatic Invasions*. 7: 91–100.

Cataldo, D., A. Vinocur, A., I. O'Farrell, E. Paolucci, V. Leites, & D. Boltovskoy, 2012b. The introduced bivalve *Limnoperna fortunei* boosts *Microcystis* growth in Salto Grande reservoir (Argentina): evidence from mesocosm experiments. *Hydrobiologia*. 680(1): 25–38.

CBEIH (Centro de Bioengenharia de Espécies Invasoras). 2015. Base colaborativa de dados sobre invasões biológicas.

Charles, H., & J. S. Dukes, 2008. Impacts of invasive species on ecosystem services. In *Biological invasions* (pp. 217–237). *Springer*, Berlin, Heidelberg.

Clarke K. & R. Warwick, 2001. An approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edn. PRIMER-E: Plymouth.

Claudi, R. & de M. D. Oliveira, 2015. Chemical strategies for the control of the Golden Mussel (*Limnoperna fortunei*) in industrial facilities. In *Limnoperna Fortunei* (pp. 417-441). *Springer*, Cham.

Clemente, J., C. Iglesias, A. Kröger & J. José, 2015. First record of the golden mussel *Limnoperna fortunei* Dunker, 1857 (Bivalvia: Mytilidae) in a lentic system in Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 10(1): 89–93.

Cook, D. C., M. B. Thomas, S. A. Cunningham, D. L. Anderson & P. J. De Barro, 2007. Predicting the economic impact of an invasive species on an ecosystem service. *Ecological Applications*. 17(6): 1832–1840.

Connelly, N. A., C. R. O'Neill, B. A. Knuth & T. L. Brown, 2007. Economic impacts of zebra mussels on drinking water treatment and electric power generation facilities. *Environmental management*. 40(1): 105–112.

Costa, C., S. Ide & C. E. Simonka, 2006. Insetos imaturos: metamorfose e identificação. Hollos Editora.

Courchamp, F., M. Langlais & G. Sugihara, 2000. Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *Journal of Animal Ecology*, 69(1), 154–164.

Crooks, J. A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*. 97: 153–166.

Cummins, K. W. & M. J. Klug, 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual review of ecology and systematics*. 10(1): 147–172.

Darrigran, G., 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological invasions*. 4(1-2): 145–156.

Darrigran, G., & C. Damborenea, 2011. Ecosystem engineering impact of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological science*. 28(1): 1–7.

Darrigran, G., C. Damborenea, P. Penchaszadeh & C. Taraborelli, 2003. Adjustments of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae) after ten years of invasion in the Americas. *Journal of Shellfish Research*. 22(1): 141–146.

Darrigran G. & I. Ezcurra de Drago, 2000. Distribución de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) en la cuenca del Plata. Región Neotropical. *Medio Ambiente*. 13:75-79.

Darrigran G. & G. Pastorino, 1995. The Recent Introduction of a Freshwater Asiatic Bivalve, *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) into South America. *The Veliger*. 38: 171–175.

Darrigran, G., S. M. Martin, B. Gullo & L. Armendariz, 1998. Macroinvertebrates associated with *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in Rio de la Plata, Argentina. *Hydrobiologia*. 367(1-3): 223–230.

Darrigran, G., A. Vilches, & T. Legarralde, 2008. Desinterés del Pasado, Decisiones del Futuro: Educación para prevenir las invasiones biológicas. *Revista de Educación en Biología*, 11(1), 37–44.

de Ávila-Simas, S., D. A. Reynalte-Tataje & E. Zaniboni-Filho, 2019. Fish predators of the golden mussel *Limnoperna fortunei* in different environments in a south american subtropical river. *Boletim do Instituto de Pesca*. 45(2).

Delignette-Muller, M. L. & C. Dutang, 2015. fitdistrplus: An R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software*. 64:1–34.

de Melo Rosa, D., M. R. da Costa Gaspar, F. A. Silva, & P. S. Pompeu, 2019. Impacts of predation by piapara *Megaleporinus obtusidens* (Valenciennes, 1837) on the population densities of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857). *Biological control*. 129: 158–163.

Díaz Villanueva, V., 2001. *Efecto del pastoreo sobre la estructura y dinámica de la comunidad perifítica de arroyos andinos*. Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 173 pp.

Domínguez, E. & H. R. Fernández (eds.), 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Domínguez, E., C. Molineri, M. L. Pescador, M. D. Hubbard & C. Nieto, 2006. Ephemeroptera de América del Sur. En: Adis, J.; Arais, J. R.; Rueda-Delgado, G.; Wantzen, K. M. (Eds.) *Biodiversidad Acuática en América Latina*. Volumen II. Pensoft, Sofia-Moscú.

Duchini, D., D. Boltovskoy & F. Sylvester, 2018. The invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in South America: Multiannual changes in its predation and effects on associated benthic invertebrates. *Hydrobiologia*. 817: 431–446.

Dukes, J. S. H. A. & Mooney, 1999. Does global change increase the success of biological invaders?. *Trends in Ecology & Evolution*. 14(4): 135–139.

Eiswerth, M. E., T. D. Darden, W. S. Johnson, J. Agapoff & T. R. Harris, 2005. Input-output modelling, outdoor recreation, and the economic impacts of weeds. *Weed Science*. 53:130–137.

Engeman, R. M., H. T. Smith, S. A. Shwiff, B. Constantin, J. Woolard, M. Nelson & D. Griffin, 2003. Prevalence and economic value of feral swine damage to native habitat in three Florida state parks. *Environmental Conservation*. 30:319–324

Esteves, K. E., & P. M. Galetti, 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River basin. *Environmental Biology of Fishes*. 42(4): 375–389.

Eugui, F., C. Clavijo, A. Röhrdanz, C. Calvo, K. Gibson, A. Plantz, F. Scarabino, A. Carranza, M. Meerhoff, & R. Burks, 2012. Macrofouling del mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) sobre Ampullariidae (Gastropoda) en aguas continentales del Uruguay.

Ezcurra de Drago, I., I. Montalto & O. Oliveros, 2006. Desarrollo y Ecología larval de *Limnoperna fortunei*. En: Darrigran & Damborenea (eds.) Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. *Edulp*. 220 pp.

Ferriz, R. A., C. A. Villar, D. Colautti & C. Bonetto, 2000. Alimentación de *Pterodoras granulosus* (Valenciennes) (Pisces, Doradidae) en la baja cuenca del Plata. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. 2: 151–156.

Feyrer, F., B. Herbold, C. Matern & P. B. Moyle, 2003. Dietary shifts in a stressed fish assemblage: consequences of a bivalve invasion in the San Francisco Estuary. *Environmental Biology of Fishes*. 67: 277–288.

Gallardo, B., M. Calavero, M. L. Sánchez & M. Vila, 2016. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*. 22:151-153.

Gallardo, B. & L. Vila, 2019. La influencia humana, clave para entender la Biogeografía de especies invasoras en el Antropoceno. *Cuadernos de investigación geográfica/Geographical Research Letters*. 45: 61–86.

Gao, L. & B. Li, 2006. A Potencial native natural enemy of invasive aquatic weed water hyacinth. *Biological Invasions*. 8: 1689–1692.

García Cardesín, E., 2016. Estudiando las invasiones biológicas: un trabajo experimental con *Carpobrotus edulis*. Universidade de A Coruña.

García, M., & L. Montalto, 2006. Los peces depredadores de *Limnoperna fortunei* en los ambientes colonizados. *Bioinvasión del mejillón dorado en el*

continente americano” Ed by G Darrigran, C Damborenea, Edulp La Plata, 113–129.

García, M. L. & L. C. Protopino, 2005. Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *Journal of Applied Ichthyology*. 21: 34–38.

Giora, J., C. B. Fialho & A. P. S. Dufech, 2005. Hábito alimenticio de *Eigenmannia trilineata* Lopez & Castello, 1966 (Teleostei: Sternopygidae) del Parque Estatal Itapuã, RS, Brasil. *Ictiología neotropical*. 3 (2): 291–298.

González-Bergonzoni, I. 2018. Informe final beca de Posdoctorado Nacional ANII PD_NAC_2015_1_108121) “Rol de peces sobre la invasión del Mejillón Dorado *Limnoperna fortunei*: consecuencias sobre ecología trófica y fisiología de peces.”

González-Bergonzoni, I., I. Silva, F. Teixeira de Mello, A. D’Anatro, L. Boccardi, S. Stebniki, E. Brugnoli, G. Tesitore, N. Vidal & D. E. Naya, 2020. Evaluating the role of predatory fish controlling the invasion of the Asian golden mussel (*Limnoperna fortunei*) in a subtropical river. *Journal of Applied Ecology*. 57: 717–728.

González-Bergonzoni, I., F. Teixeira-de Mello, N. Vidal, A. D’Anatro & M. Masdeu, 2010. Reappearance and diet of juvenile armado catfish (*Pterodoras granulosus*) in Lower Uruguay River (Rio Negro, Uruguay). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*. 19: 42–46.

González-Bergonzoni, I. N. Vidal, A. D’Anatro, F. Teixeira de Mello & D. Naya, en prep. Golden mussel invasion modified the trophic niche and digestive physiology of native fish in the lower Uruguay river.

Grosholz E, 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology & Evolution*. 17: 22–27.

Halekoh, U., & S. Højsgaard, 2014. A kenward-roger approximation and parametric bootstrap methods for tests in linear mixed models—the R package pbkrtest. *Journal of Statistical Software*. 59(9): 1–30.

Halwart, M., 1994. The golden apple snail *Pomacea canaliculata* in Asian rice farming systems: present impact and future threat. *International Journal of Pest Management*. 40(2): 199–206.

Hanson, P., M. Springer & A. Ramirez, 2010. Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Biología Tropical*. 58: 3-37.

Holeck, K. T., E. L. Mills, H. J. MacIsaac, M. R. Dochoda, R. I. Colautti & A. Ricciardi., 2004. Bridging troubled waters: biological invasions, transoceanic shipping, and the Laurentian Great Lakes. *BioScience*. 54: 919–929.

Holt, R. D., 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *The American Naturalist*. 124(3): 377–406.

Hulme, P. E., 2017. Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options. *Biological Reviews*. 92(3): 1297–1313.

Hulme P. E., 2009. Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*. 46:10–18.

Hurles, M. E., E. Matisoo-Smith, R. D. Gray & D. Penny, 2003. Untangling Oceanic settlement: the edge of the knowable. *Trends in Ecology & Evolution*. 18: 531–540.

Hyslop, E. J., 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of fish biology*. 17(4): 411–429.

Ibañez, C., P. A. Tedesco, R. Bigorne, B. Hugueny, M. Pouilly, C. Zepita, C. & T. Oberdorff, 2007. Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. *Aquatic Living Resources*. 20(2): 131–142.

Jack, J. D. & J. H. Thorp, 2002. Impacts of fish predation on an Ohio River zooplankton community. *Journal of Plankton Research*. 24(2): 119–127.

Kappes, H. & P. Haase, 2012. Slow, but steady: dispersal of freshwater molluscs. *Aquatic Sciences*. 74(1): 1–14.

Karatayev, A. Y., D. Boltovskoy, D. K. Padilla & L. E. Burlakova, 2007. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Journal of Shellfish Research*. 26(1): 205–213.

Karatayev, A. Y., L. E. Burlakova, V. A. Karatayev & D. Boltovskoy, 2010. *Limnoperna fortunei* versus *Dreissena polymorpha*: population densities and

benthic community impacts of two invasive freshwater bivalves. *Journal of Shellfish Research*. 29: 975–984.

Karatayev, A. Y., L. E. Burlakova & D. K. Padilla, 2002. Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. In *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management* (pp. 433-446). Springer, Dordrecht.

Kimura, T., 1994. The earliest record of *Limnoperna fortunei* (Dunker) from Japan. *Chiribotan*. 25: 34–35.

Kolar, C. S. & D. M. Lodge, 2000. Freshwater nonindigenous species: interactions with other global changes. In: Mooney, H.A. and Hobbs, R.J. (eds.). *Invasive Species in a Changing World*. Island Press. 3–30.

Leung, B., D. M. Lodge, D. Finnoff, J. F. Shogren, M. A. Lewis & G. Lamberti, 2002. An ounce of prevention or a pound of cure: Bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London*. Series B. 269: 2407–2413.

Li, X., X. Liu, F. Kraus, R. Tingley Y. & Li, 2016. Risk of biological invasions is concentrated in biodiversity hotspots. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 14(8): 411–417.

Linares, M. S., M. Callisto & J. C. Marques, 2017. Invasive bivalves increase benthic communities complexity in neotropical reservoirs. *Ecological Indicators*. 75: 279–285.

Locke, A., D. M. Reid & H. C. Van Leeuwen, 1993. Ballast water exchange as a means of controlling dispersal of freshwater organisms by ships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50: 2086–2093.

Lockwood, J. L., M. F. Hoopes & M. P. Marchetti, 2007. *Invasion ecology*. Blackwell Publishers. Malden, MA. 304 pp.

Logan M., 2010. *Biostatistical design and analysis using R: a practical guide*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK; Hoboken, NJ.

Lopes, M., J. P. Vieira & M. D. D. M. Burns, 2009. Biofouling of the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) over the Anomura crab *Aegla platensis* Schmitt, 1942.

López-Rodríguez, A., González-Bergonzoni, I., Stebniki, S., Vidal, N., Teixeira de Mello, F., & D'Anatro, A. (2017). Estructura comunitaria y diversidad de peces en el Río Uruguay: monitoreo en la zona receptora de efluentes de la planta de pasta de celulosa UPM SA, Abril 2017. *UPM SA, Fray Bentos, Uruguay*.

López-Rodríguez, A., González-Bergonzoni, I., Stebniki, S., Vidal, N., Teixeira de Mello, F., & D'Anatro, A. (2018). Estructura comunitaria y diversidad de peces en el Río Uruguay: monitoreo en la zona receptora de efluentes de la planta de pasta de celulosa UPM SA, Diciembre 2018. *UPM SA, Fray Bentos, Uruguay*.

López-Rodríguez, A., A. D'Anatro., Stebniki, S., Vidal, N. & Teixeira de Mello, F., 2019b. Estructura comunitaria y diversidad de peces en el Río Uruguay: monitoreo en la zona receptora de efluentes de la planta de pasta de celulosa UPM SA, Diciembre 2019. *UPM SA, Fray Bentos, Uruguay*.

López-Rodríguez, A., I. Silva, S. de Ávila-Simas, S. Stebniki, R. Bastian, M. V. Massaro, J. Pais, G. Tesitore, F. Teixeira de Mello, A. D'Anatro, N. Vidal, M. Meerhoff, D. Reynalte-Tataje, E. Zaniboni-Filho & I. González-Bergonzoni, 2019a. Diets and trophic structure of fish assemblages in a large and unexplored subtropical river: The Uruguay River. *Water*. 11(7): 1374.

MacIsaac, H. J., 1996. Population structure of an introduced species (*Dreissena polymorpha*) along a wave-swept disturbance gradient. *Oecologia*. 105(4), 484–492.

Mačić, V., P. G. Albano, V. Almpandou, J. Claudet, X. Corrales, F. Essl, et al. 2018. Biological invasions in conservation planning: a global systematic review. *Frontiers in Marine Science*. 5: 178.

Mack, R. N., D. Simberloff, W. Mark Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F. A. Bazzaz, 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*. 10(3): 689–710.

Mackie, G. L., 1991. Biology of the exotic zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in relation to native bivalves and its potential impact in Lake St. Clair. *Hydrobiologia*. 219(1): 251–268.

Mansur, M. C. D., L. M. Z. Richinitti & C. P. dos Santos., 1999. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) molusco bivalve invasor na bacia do Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biociências*. 7 (2): 147–149.

Mansur, M. C. D., C. P. D. Santos, G. Darrigran, I. Heydrich, C. T. Callil & F. R. Cardoso, 2003. Primeiros dados quali-quantitativos do mexilhão-dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker), no Delta do Jacuí, no Lago Guaíba e na Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil e alguns aspectos de sua invasão no novo ambiente. *Revista Brasileira de Zoologia*. 20(1): 75–84.

Malmqvist, B. & S. Rundle, 2002. Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation*. 29(2): 134–153.

Mazza, G., E. Tricarico, P. Genovesi & F. Gherardi, 2014. Biological invaders are threats to human health: an overview. *Ethology Ecology & Evolution*. 26(2-3): 112–129.

Mills, L. S., M. E. Soulé & D. F. Doak., 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*. 43:219–224.

Montalto, L., O. B. Oliveros, I. Ezcurra de Drago & L. D. Demonte, 1999. Peces del Río Paraná medio, predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae). *Revista De La Facultad De Bioquímica Y Ciencias Biológicas De La Universidad Nacional Del Litoral*. 3: 85–101.

Mollot, G., J. H. Pantel & T.N. Romanuk, 2017. The effects of invasive species on the decline in species richness: a global meta-analysis. *Advances in Ecological Research*. 56, 61–83.

Mooney, H.A. & R. J. Hobbs, 2000. Invasive species in a changing world. *Island Press*, Washington.

Morton, B., 1973. Some aspects of the biology and functional morphology of the organs of feeding and digestion of *Limnoperna fortunei* (Dunker) (Bivalvia: Mytilacea). *Malacologia*. 12: 265–281.

Morton, B. S., 1979. Freshwater fouling bivalves. In: Proceedings of the First International Corbicula Symposium, Texas Christian University, 1–14.

Moyle, P. B. & T. Light, 1996. Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*. 78: 149–161.

Nakagawa S. & H. Schielzeth, 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*. 4: 133–142.

Nakano, D., T. Kobayashi & I. Sakaguchi, 2010. Predation and depth effects on abundance and size distribution of an invasive bivalve, the golden mussel *Limnoperna fortunei*, in a dam reservoir. *Limnology*. 11(3): 259–266.

Ochippinti-Ambrogi, A., 2007. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin*. 55: 342–352.

Oksanen J., 2011. *Vegan: an introduction to ordination*.

O'Neill Jr, C. R., 1997. Economic impact of zebra mussels- results of the 1995 National Zebra Mussel Information Clearinghouse Study. *Great Lakes Research Review*. 3(1): 35–44.

Oliveira, M. D., M. C. S. Campos, E. M. Paolucci, M. C.D. Mansur & S. K. Hamilton., 2015. Colonization and spread of *Limnoperna fortunei* in South America; pp. 333–355, in: D. Boltovskoy (ed.). *Limnoperna fortunei*. The ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel. London: *Springer*.

Oliveira, C. R., R. Fugli & K. P. Brancalhão, 2010. Fish as potential controllers of invasive mollusks in a neotropical reservoir. *Nature Conservation*. 8:140–144.

Oscóz, J., D. Galicia & R. Miranda, 2011. *Identification guide of freshwater macroinvertebrates of Spain*. *Springer*. Netherlands. 173 pp.

Paine, R. T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*. 100(910): 65–75.

Paine, R. T., 1974. Intertidal community structure. *Oecologia*. 15(2): 93–120.

Pais, J. 2019. Caracterización de la diversidad y rol trófico de la familia Loricariidae en el Río Uruguay. 30pp.

Paolucci, E. M., D. H. Cataldo, C. M. Fuentes & D. Boltovskoy, 2007. Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) in the diet of fish larvae in the Paraná River, Argentina. *Hydrobiologia*. 589(1): 219–233.

Paolucci, E. M., V. Leites, D. H. Cataldo & D. Boltovskoy, 2017. Veligers of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* in the diet of indigenous fish larvae in a eutrophic subtropical reservoir. *Austral ecology*. 42(7): 759–771.

Paolucci, E. M. & E. V. Thuesen, 2015. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with larval fishes. In *Limnoperna Fortunei* (pp. 211-229). Springer, Cham.

Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, J. E. Byers & L. Goldwasser, 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*. 1: 3–19.

Pastorino G., G. A. 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.

Peckarsky, B. L., 1980. Predator-prey interactions between stoneflies and mayflies: behavioral observations. *Ecology*. 61(4): 932–943.

Penchaszadeh, P. E., G. Darrigran, C. Angulo, A. Averbuj, M. Brögger, A. Dogliotti & N. Pérez, 2000. Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the Río de la Plata, Argentina. *Journal of Shellfish Research*. 19: 229–231.

Perepelizin, P. V. & D. Boltovskoy 2014. Effects of 254 nm UV irradiation on the mobility and survival of larvae of the invasive fouling mussel *Limnoperna fortunei*. *Biofouling*. 30(2): 197–202.

Pérez, M. C., 2012. *Las incrustaciones biológicas (biofouling) y metodología para su control* (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata).

Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga & D. Morrison, 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*. 50(1): 53–65.

Pimentel, D., 2002. Biological invasions. Economic and environmental costs of alien plant, animal and microbe species. *CRC Press*, Boca Raton, 369 pp.

Pimentel, D., R. Zuniga & D. Morrison, 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*. 52(3): 273–288.

Rahel, F. J., 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 33: 291–315.

Raut, S. K. & G. M. Barker, 2002. *Achatina fulica* Bowdich and Other Achatinidae as Pests in Tropical Agriculture In: Barker editor. Molluscs as Crop Pests. UK: CABI International.

Ricciardi, A., 1998. Global range expansion of the Asian mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): another fouling threat to freshwater systems. *Biofouling*. 13: 97–106.

Ricciardi, A., F. G. Whoriskey & J. B. Rasmussen, 1997. The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54: 2596–2608.

Rodrigues, F. L. & M. Bemvenuti, 2001. Hábito alimentar e osteologia da boca do peixe-rei, *Odontesthes humensis* de Buen (Atheriniformes, Atherinopsidae) na Lagoa Mirim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 18(3): 793–802.

Rojas Molina, F. R. & V. Williner, 2013. First record of the non-indigenous mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) as an epibiont of the crab *Trichodactylus borellianus* (Decapoda, Trichodactylidae). *Crustaceana*. 86(6): 682–692.

Sardiña, P., D. Cataldo & D. Boltovskoy, 2008. The effects of the invasive mussel, *Limnoperna fortunei*, on associated fauna in South American freshwaters: importance of physical structure and food supply. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv fur Hydrobiologie*. 173: 135–144.

Serra, S., M. Loureiro, C. Clavijo, F. Alonso, F. Scarabino & N. Ríos, 2019. Peces del bajo Río Uruguay - Especies destacadas. 1ª ed. 176 pp. Comisión Administradora del Río Uruguay – C.A.R.U.

Seebens, H., T. M. Blackburn, E. E. Dyer, P. Genovesi, P. E. Hulme, J. M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. Winter, M. Arianoutsou, S. Bacher, B. Blasius, *et al.*, 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*. 8 (1): 1–9.

Seebens, H., T. M. Blackburn, E. E. Dyer, P. Genovesi, P. E. Hulme, J. M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. van Kleunen, M. Winter, M. Ansong, M. Arianoutsou, *et al.*, 2018. Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 115 (10): 2264–2273.

Shiganova, T. A., Z. A. Mirzoyan, E. A. Studenikina, S. P. Volovik, I. Siokou-Frangou, S. Zervoudaki, E. D. Christou, A. Y. Skirta, H. J. Dumont, 2001.

Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology*. 139:431–445.

Simberloff, D., J. L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. García-Berthou, M. Pascal, P. Pysek, R. Sousa, E. Tabacchi & Montserrat Vila, 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forwards. *Trends in Ecology & Evolution*. 28(1): 58–66.

Silva, I. 2018. Caracterización de la dieta y morfología del sistema digestivo de peces piscívoros del Río Uruguay. Tesis de Licenciatura. 63pp.

Skubinna, J. P., T. G. Coon & T. R. Batterson, 1995. Increased abundance and depth of submersed macrophytes in response to decreased turbidity in Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*. 21: 476–488.

Slobodkin, L. B., 1961. Preliminary ideas for a predictive theory of ecology. *The American Naturalist*. 95(882): 147–153.

Souza Campos, M., A. F. Alves de Andrade, B. Kunzmann, D. D. Galvão, F. A. Silva, A. V. Cardoso, M. D. Carvalho & H. R. Mota, 2014. Modelling of the potential distribution of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on a global scale. *Aquatic Invasions*. 9: 253–265.

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., 2009. Twenty years of zebra mussels: lessons from the mollusk that made headlines. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7(3): 135–141.

Strayer D. L., N. F. Caraco, J. J. Cole, S. Findlay & M. L. Pace, 1999. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves. A case study of zebra mussels in the Hudson River. *Bioscience*. 49: 19–28.

Sullivan, W. P., G. C. Christie, F. C. Cornelius, M. F. Fodale, D. A. Johnson, D. J. F. Koonce & P. A. Ryan, 2003. The sea lamprey in Lake Erie: a case history. *Journal of Great Lakes Research*. 29: 615–636.

Sverlij, S. B., R. L. Delfino Schenke, A. Espinach Ros & H. L. López, 1998. *Peces del Río Uruguay: Guía ilustrada de las especies más comunes del Río Uruguay inferior y el embalse de Salto Grande* (No. 597 (899) PEC).

Sylvester, F., D. Boltovskoy, & D. Cataldo, 2007a. The invasive bivalve *Limnoperna fortunei* enhances benthic invertebrate densities in South American floodplain rivers. *Hydrobiologia*. 589 (1): 15–27.

Sylvester, F., D. Boltovskoy & D. Cataldo, 2007b. Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: Predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Parana River, South America. *Austral Ecology*. 32: 403–415.

Sylvester F, J. Dorado, D. Boltovskoy, A. Juarez & D. Cataldo, 2005. Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia*. 534:71–80.

Teixeira de Mello, F., I. González-Bergonzoni & M. Loureiro, 2011. *Peces de agua dulce de Uruguay*. PPR-MGAP. 188pp.

Tesitore, G. 2018. Caracterización de nicho trófico en peces omnívoros del río Uruguay bajo. Tesis de Licenciatura. 34pp.

Thorp, J. H., A. R. Black, J. D. Jack, A. F. Casper, 1996. Pelagic enclosures—modification and use for experimental study of riverine plankton. *Archiv für Hydrobiologie (Supplement)*. 113:583–589.

Thorp, J. H. & A. F. Casper, 2003. Importance of biotic interactions in large rivers: an experiment with planktivorous fish, dreissenid mussels and zooplankton in the St. Lawrence River. *River Research and Applications*. 19(3): 265–279.

Thorp, J. H., M. D. DeLong & A. F. Casper, 1998. In situ experiments on predatory regulation of a bivalve mollusc (*Dreissena polymorpha*) in the Mississippi and Ohio Rivers. *Freshwater Biology*. 39(4): 649–661.

Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, & R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*. 84: 468–478.

Walton W. C, C. MacKinnon, L. F. Rodriguez, C. Proctor & G. A. Ruiz, 2002. Effect of an invasive crab upon a marine fishery: green crab, *Carcinus maenas*, predation upon a venerid clam, *Katelysia scalarina*, in Tasmania (Australia). *J Exp Mar Biol Ecol*. 272:171–189.

Welker, M. & N. Walz, 1998. Can mussels control the plankton in rivers? a planktological approach applying a Lagrangian sampling strategy. *Limnology and Oceanography*. 43(5): 753–762.

Williamson, M., 1996. Biological Invasions. Chapman & Hall, London.

Williamson, M., 1998. Measuring the impact of plant invaders in Britain. 57–70.

Xu, M., G. Darrigran, Z. Wang, N. Zhao, C. C. Lin & B. Pan, 2015. Experimental study on control of *Limnoperna fortunei* biofouling in water transfer tunnels. *Journal of Hydro-environment Research*. 9: 248–258.

Zedler, J. B. & S. Kercher, 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: Opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 23: 431–452.

Zweig, M. H., G. Campbell, 1993. Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*. 39: 561–577.

ANEXOS

Anexo 1. Resumen de parámetros físico-químicos del río en cada muestreo realizado.

Tabla 1. Se indican la fecha de muestreo, la profundidad promedio para los módulos de acceso y exclusión, la temperatura (Temp), la conductividad (Cond), los sólidos disueltos totales (TDS), el pH, el oxígeno disuelto (OD mg; % OD) y el nivel del río. En gris, se indican los datos para los muestreos catalogados como "antes" y "después" del asentamiento masivo de mejillón dorado (días 110 y 181, respectivamente). *N/m= parámetro no medido.

Fecha	Muestreo	Prof (m)		Temp (°C)	Cond (µscm-1)	SDT (mg/l)	pH	OD (mg/l)	OD %	Nivel del río (m)
		Acceso	Exclusión							
23/09/2016	1	>0.60	>0.60	17.10	117.33	0.08	8.32	10.62	109.93	1.42
10/10/2016	2	0.27	0.22	18.37	107.70	0.08	7.96	9.04	90.10	1.04
06/11/2016	3	1.64	1.59	23.72	110.00	0.07	7.37	7.46	88.30	2.45
27/11/2016	4	0.69	0.65	25.65	80.00	0.05	7.54	8.13	99.45	1.22
12/12/2016	5	0.55	0.46	27.65	87.00	0.05	8.35	8.25	105.05	1.25
27/12/2016	6	1.34	1.29	26.80	89.00	0.06	7.22	8.33	104.15	1.60
17/01/2017	7	1.59	1.49	N/m	N/m	N/m	N/m	N/m	N/m	2.20
28/01/2017	8	0.72	0.70	N/m	N/m	N/m	N/m	N/m	N/m	1.43
11/03/2017	9	1.27	1.15	26.30	69.00	0.05	6.70	9.90	123.00	1.60

Anexo 2. Validación de cada uno de los modelos ajustados en Capítulo 1: gráficos de análisis de residuos.

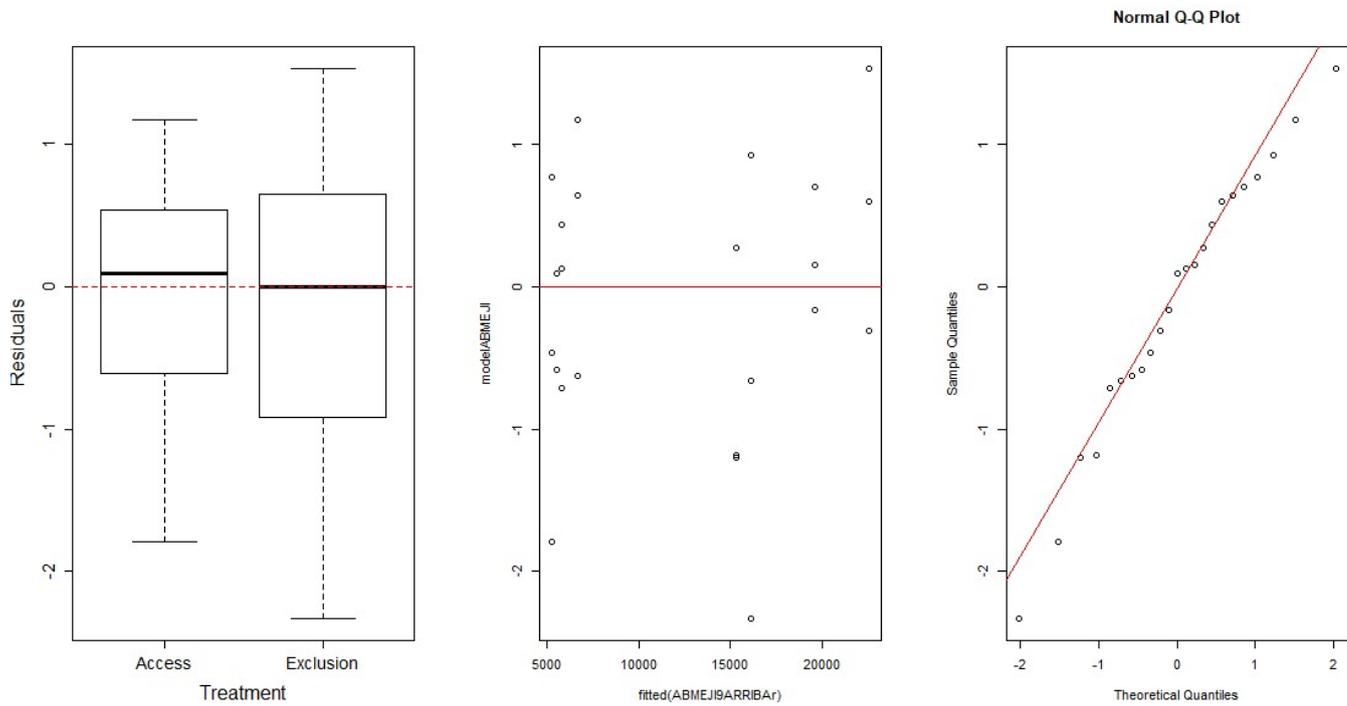


Figura 1. Análisis de residuos del LME final que modela la densidad de *L. fortunei* en función del tratamiento (acceso y exclusión de peces). A la izquierda, boxplots indicando medias cercanas a cero y anchos de caja similares. En el centro, residuos del modelo en función de los valores ajustados, indicando que la varianza se distribuye de forma homogénea. A la derecha qqplot, gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados, indicando que la mayoría de los datos parecen ajustarse a la dist. normal.

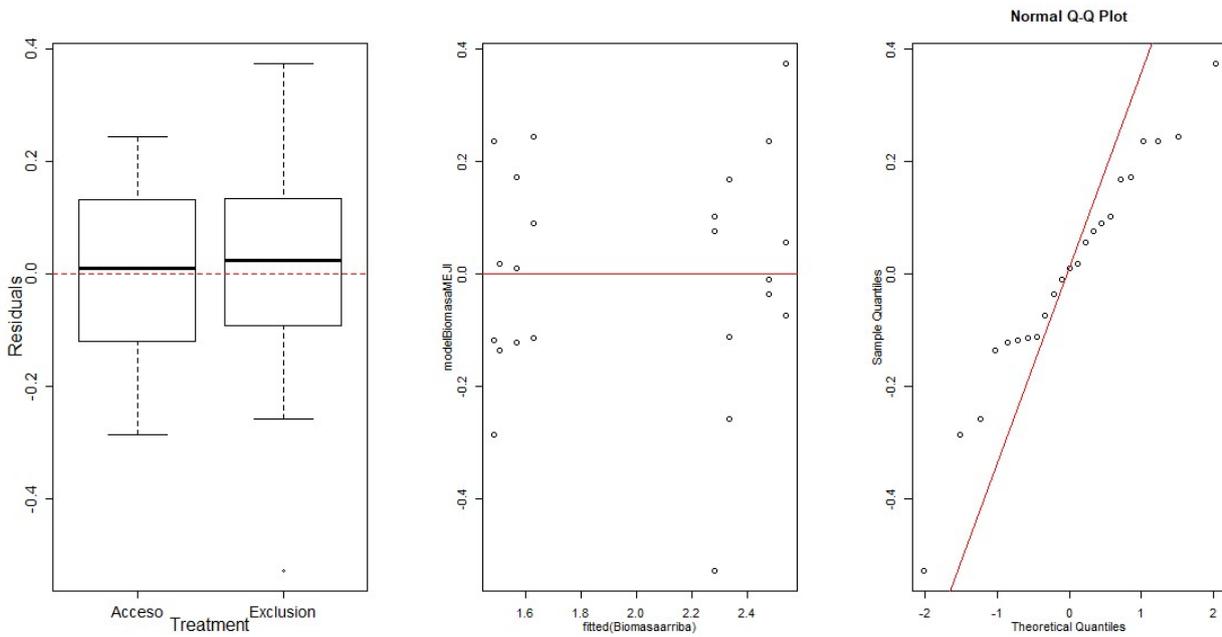


Figura 2. Análisis de residuos del LME final que modela la biomasa de *L. fortunei* en función del tratamiento (acceso y exclusión de peces). A la izquierda, boxplots indicando medias cercanas a cero y anchos de caja similares. En el centro, residuos del modelo en función de los valores ajustados, indicando que la varianza se distribuye de forma homogénea. A la derecha qqplot, gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados, en este caso, son pocos los datos parecen ajustarse a la dist. normal.

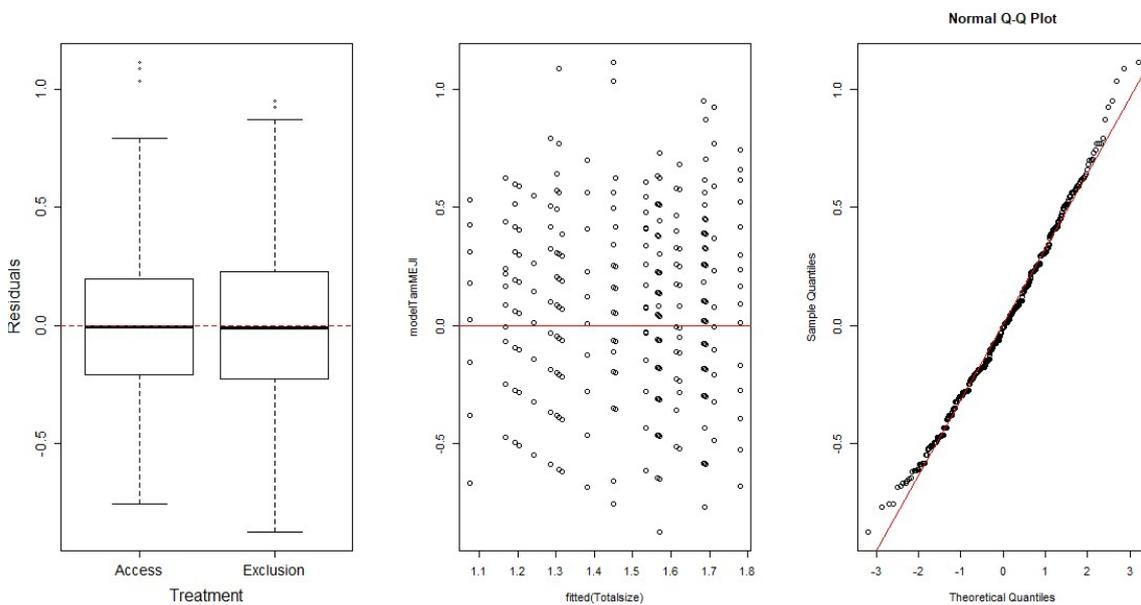


Figura 3. Análisis de residuos del LME final que modela el tamaño corporal de *L. fortunei* en función del tratamiento (acceso y exclusión de peces). A la izquierda, boxplots indicando medias cercanas a cero y anchos de caja similares. En el centro, residuos del modelo en función de los valores ajustados, indicando que la varianza se distribuye de forma homogénea. A la derecha qqplot, gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados, en este caso, son pocos los datos parecen ajustarse a la dist. normal.

Anexo 3. Prueba de homogeneidad de dispersión multivariada para análisis PERMANOVA realizado en Capítulo 2.

Tabla 1. Resultados de la prueba de homogeneidad de dispersión multivariada ($p > 0.05$) teniendo en cuenta los factores utilizados en análisis PERMANOVA en Capítulo 2, asentamiento (antes y después del asentamiento masivo de mejillones en los sustratos) y tratamiento (acceso y exclusión de peces).

Factor	F	p
Asentamiento	3.73	0.06
Tratamiento	3.22	0.08

Anexo 4. Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) ajustados inicialmente para cada variable de respuesta analizada en Capítulo 2.

Tabla 1. Se indican las variables analizadas, el modelo inicial (indicando la distribución de la variable de respuesta) ajustado en cada caso y las variables de respuesta consideradas (de efecto fijo y aleatorio).

Var. de respuesta	Modelo inicial	Vars. de efecto fijo	Var. de efecto aleatorio
Densidad total	GLMM dist. binomial neg.	Asentamiento*Módulo	Módulo
Riqueza	GLMM dist. poisson	Asentamiento*Módulo	Módulo
Ab. Díptera	GLMM dist. binomial neg.	Asentamiento*Módulo	Módulo
Ab. Gastrópoda	GLMM dist. binomial neg.	Asentamiento*Módulo	Módulo
Ab. Ephemeroptera	GLMM dist. binomial neg.	Asentamiento*Módulo	Módulo
Ab. Trichóptera	GLMM dist. poisson	Asentamiento*Módulo	Módulo

Anexo 5. Validación de cada uno de los modelos ajustados en Capítulo 2: gráficos de análisis de residuos.

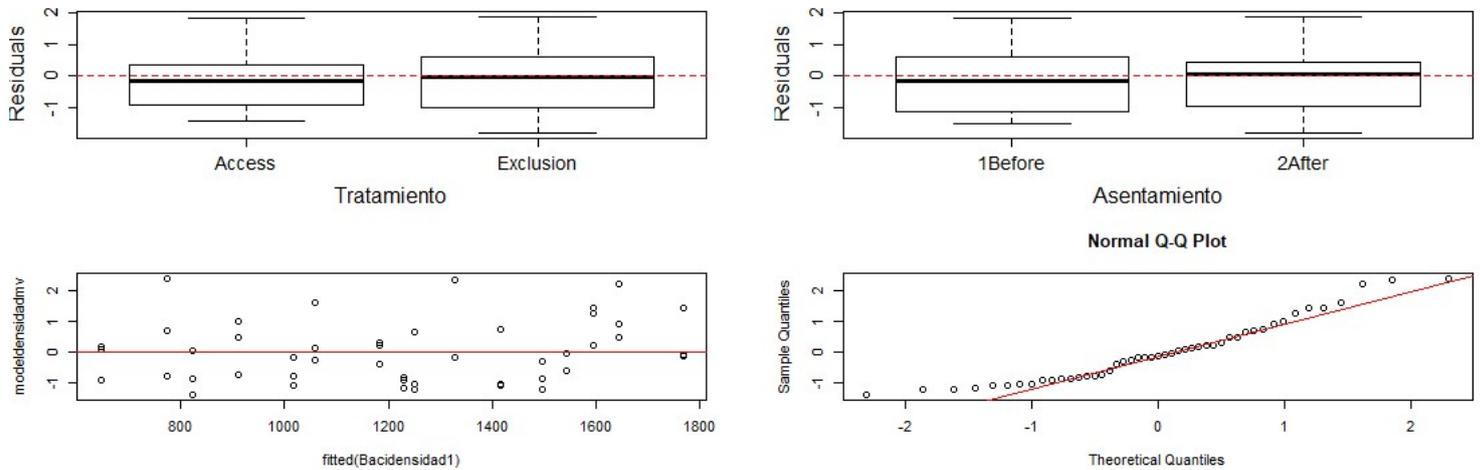


Figura 1. Análisis de residuos del GLMM final que modela la densidad de macroinvertebrados nativos en función del tratamiento (acceso y exclusión de peces) para cada etapa de muestreo (antes y después del asentamiento masivo de *L. fortunei*). En los gráficos superiores, boxplots indicando medias cercanas a cero y anchos de caja similares. En el gráfico inferior izquierdo, residuos del modelo en función de los valores ajustados, indicando que la varianza se distribuye de forma homogénea. A la derecha qqplot, gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados, indicando que la mayoría de los datos parecen ajustarse a la dist. normal.

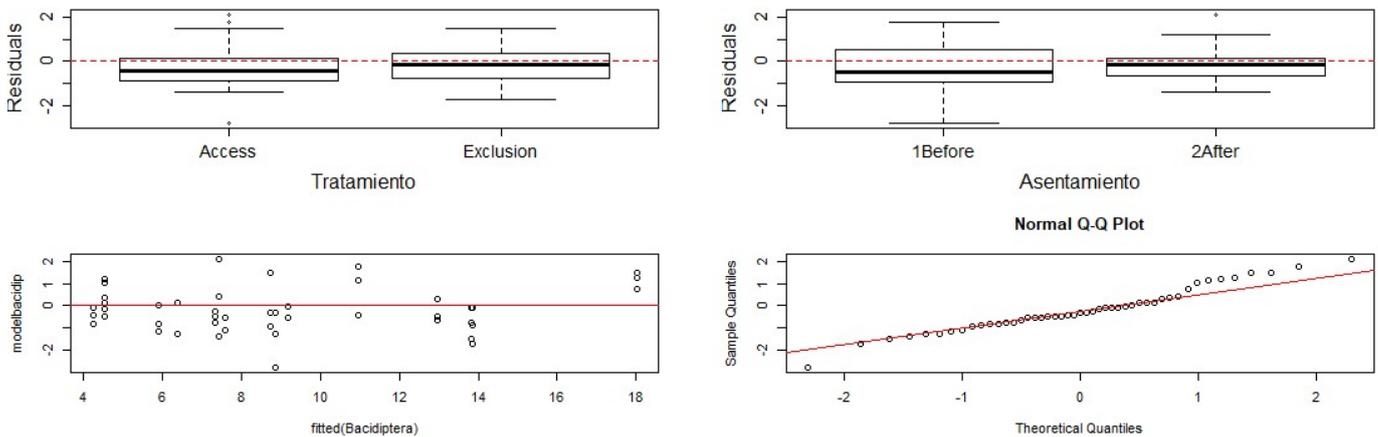


Figura 2. Análisis de residuos del GLMM final que modela la abundancia de dípteros en función del tratamiento (acceso y exclusión de peces) para cada etapa de muestreo (antes y después del asentamiento masivo de *L. fortunei*). En los gráficos superiores, boxplots indicando medias cercanas a cero y anchos de caja similares. En el gráfico inferior izquierdo, residuos del modelo en función de los valores ajustados, indicando que la varianza se distribuye de forma homogénea. A la derecha qqplot, gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados, indicando que la mayoría de los datos parecen ajustarse a la dist. normal.

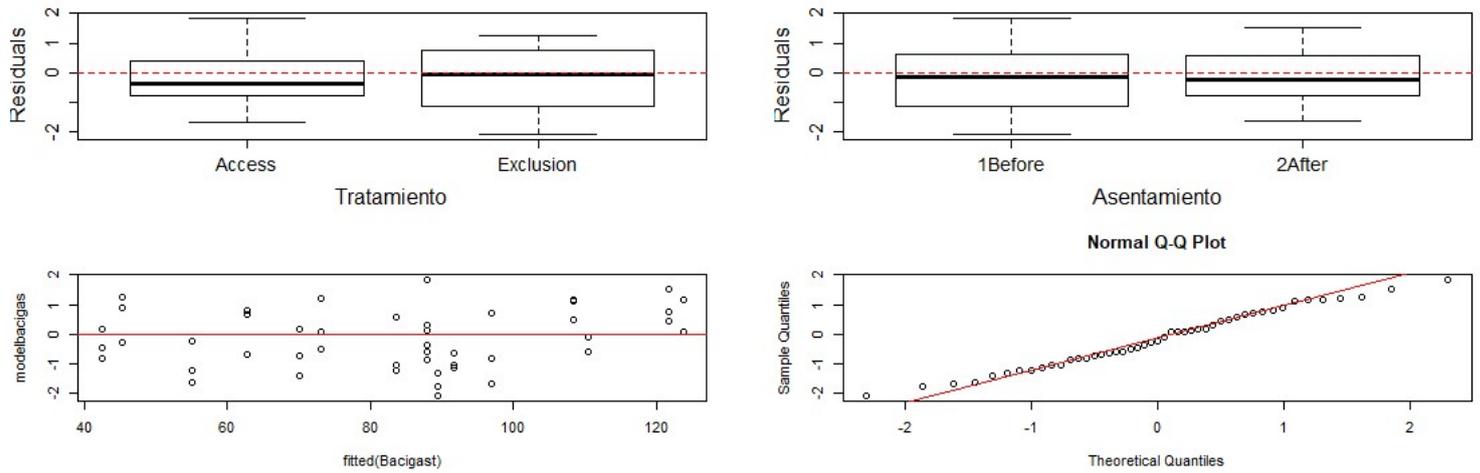


Figura 3. Análisis de residuos del GLMM final que modela la abundancia de gasterópodos en función del tratamiento (acceso y exclusión de peces) para cada etapa de muestreo (antes y después del asentamiento masivo de *L. fortunei*). En los gráficos superiores, boxplots indicando medias cercanas a cero y anchos de caja similares. En el gráfico inferior izquierdo, residuos del modelo en función de los valores ajustados, indicando que la varianza se distribuye de forma homogénea. A la derecha qqplot, gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados, indicando que la mayoría de los datos parecen ajustarse a la dist. normal.

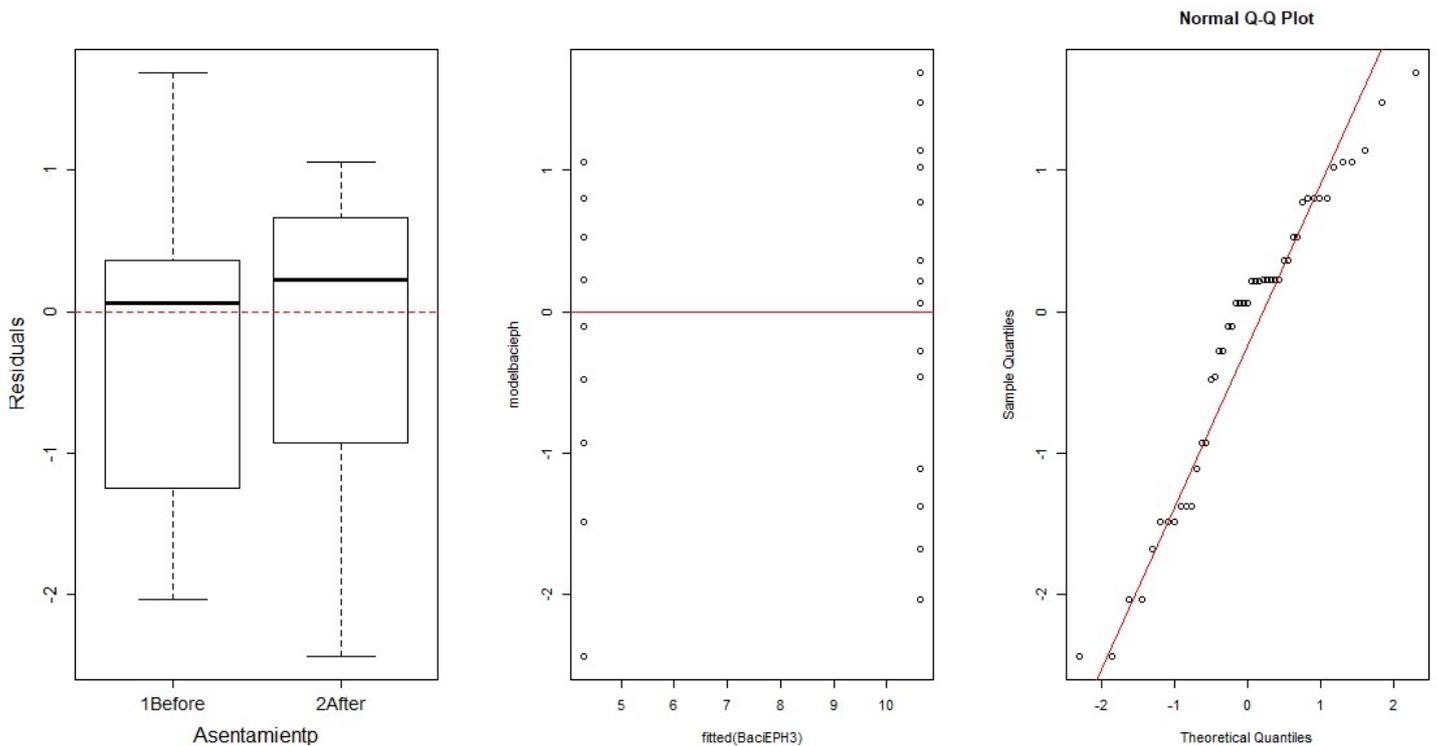


Figura 4. Análisis de residuos del GLMM final que modela la abundancia de efemerópteros en función del asentamiento de *L. fortunei* (antes y después). A la izquierda, boxplots indicando medias cercanas a cero y anchos de caja similares. En el centro, residuos del modelo en función de los valores ajustados, indicando que la varianza se distribuye de forma homogénea. A la derecha qqplot, gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados, en este caso, son pocos los datos parecen ajustarse a la dist. normal.

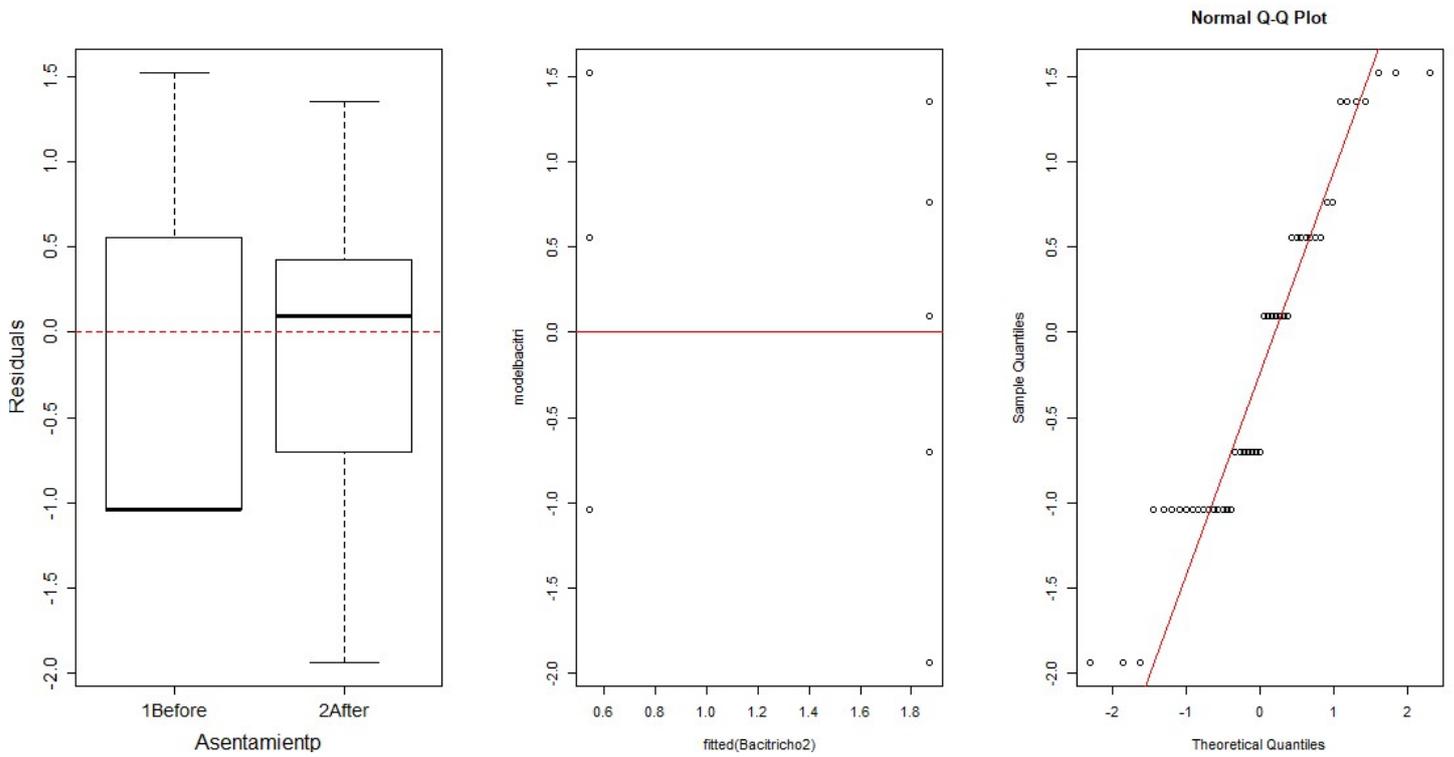


Figura 5. Análisis de residuos del GLMM final que modela la abundancia de tricópteros en función del asentamiento de *L. fortunei* (antes y después). A la izquierda, boxplots indicando medias cercanas a cero y anchos de caja similares. En el centro, residuos del modelo en función de los valores ajustados, indicando que la varianza se distribuye de forma homogénea. A la derecha qqplot, gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados, en este caso, son pocos los datos parecen ajustarse a la dist. normal.