

A gametogênese em *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857)

Claudia T. Callil¹, Ana Lúcia Teixeira Gomes², Ana Cecília Pinillos², Vinicius Soares³

¹ Departamento de Biologia e Zoologia, Instituto de Biociências, UFMT callil@ufmt.br

² Bolsista IC Edital PIBIC 2010/2011, CNPq/FAPEMAT/PROPEQ. Projeto 338/CAP/2010.

² Laboratório de Ecologia Aquática, NEPA, UFMT

A intensa capacidade reprodutiva do mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), tem facilitado a rápida disseminação e altas densidades desde a sua introdução acidental na América do Sul, a cerca de duas décadas (Pastorino et al, 1993; Mansur et al. 1999). Dentre os requisitos necessários para uma espécie se tornar um bioinvasor de sucesso Ricciardi & Rasmussen (1998) elencam que a espécie deva apresentar um ciclo de vida curto; rápido crescimento, maturidade sexual precoce e alta fecundidade; características típicas de espécies estrategistas-r, como o mexilhão dourado, classificado assim por Morton (1977).

Informações detalhadas relacionadas à aspectos populacionais, em especial as flutuações reprodutivas sazonais (Cataldo & Boltovskoy, 2000), a estrutura etária, a proporção entre os sexos (*sex-ratio*) entre outras características, são essenciais não apenas na investigação de mecanismos básicos de reprodução e desenvolvimento, mas também na previsão de sua propagação, sendo assim essenciais para a produção de estratégias adequadas de controle e mitigação dos impactos. Neste capítulo pretendemos relatar os processos de maturação e as mudanças cíclicas que ocorrem nas estruturas reprodutivas formadoras de gametas.

Dióicos, porém Hermafroditas, como assim?

Bivalves, preferencialmente os de água doce, apresentam uma ampla plasticidade e variabilidade de estratégias quando se trata de produção de gametas. Há muito se relata e descreve-se um gradiente compreendendo diferentes categorias sexuais, desde espécies exclusivamente dióicas, que apresentam sexos separados até aquelas que são invariavelmente hermafroditas funcionais (Coe, 1943). Em um mesmo gênero é possível observar em espécies simpáticas, que coexistem sob condições ambientais idênticas, padrões gametogênicos completamente distintos. Um exemplo desta plasticidade ocorre com duas espécies de bivalves nativos do gênero *Anodontites*; enquanto *A. elongatus* (Sawaisson, 1829) é exclusivamente dióico, o seu parente e vizinho *A. trapesialis* (Lamarck, 1819) pode ser considerado um hermafrodita funcional convicto, apresentando folículos femininos e masculinos ativos simultaneamente (Callil, 2003; Callil & Mansur, 2007; Callil, 2009).



Figura 1. Diferenciação sexual em indivíduos de mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) ativos reprodutivamente (A). Vista superficial externa em microscópio estereoscópico, do manto de um indivíduo feminino em início de maturação. As estruturas na ponta das setas são os folículos em desenvolvimento.

O mexilhão dourado é dióico (Morton, 1982) (Fig. 1), apresenta sexos separados e é classificado por Choy & Shin (1985) como uma espécie gonocórica. Machos e fêmeas geralmente estão presentes em iguais proporções apesar de ocasionalmente ocorrer um ou outro caso de hermafroditismo (Tabela I). De todos os estudos disponíveis sobre reprodução e sex-ratio, apenas em dois locais foram observados indivíduos hermafroditas, no rio da Prata, na Argentina (Darrigran et al., 1998; 1999) e no rio Paraguai em Corumbá, MS (Uliana & Callil, 2006). Apesar de baixa a porcentagem de hermafroditismo em mexilhão dourado, quando ocorre, os gametas femininos e masculinos são produzidos em folículos distintos (Figura 2). Para os Mytilidae, descritos geralmente como dióicos, o hermafroditismo esporádico parece ser possível (Vilalobos et al 2010) porém raro. Entre 4.309 espécimes de *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819) analisados, houve apenas um registro de hermafroditismo (0,023%) Villalon (1965) e o primeiro registro para o mexilhão *Aulacomya ater* (Molina, 1782) foi feito por Vinuesa (1977). Em *Corbicula fluminea* (Müller, 1774), a incidência de hermafroditismo é menos rara do que em mexilhão dourado, porém ainda considerada como ocasional (Massoli & Callil, 2012). Situação semelhante ocorre em *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) espécie dióica, a qual é relatada cerca de 4 a 8% de hermafroditismo (Nichols, 1993). Seria oportuno investigar as causas do hermafroditismo em espécies dióicas, de comportamento invasor como *L. fortunei*, *D. polymorpha* e *C. fluminea*, mesmo por que apesar de apresentarem esta semelhança no comportamento reprodutivo, estas espécies pertencem a grupos filogenéticos distintos. Tal comportamento, mesmo que em baixas proporções; provavelmente seja acessado como uma estratégia de estabelecimento populacional no início de instalação dos bioinvasores.

Tabela II. Frequência de ocorrência de machos, fêmeas e hermafroditas, de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857).

Fonte	Local	Ano	Machos	Fêmeas	Não Ident.	Hermafroditas
Morton, 1982	Sudeste da Ásia	1971/74	34,3	65,7	0	0
Darrigran et al, 1999	Rio da Prata, AR	1992/94	45	40	15	0

Darrigran et al, 2003	Rio da Prata, AR	1992/94	61,47	38,28	0	0,25
Uliana & Callil, 2006	Rio Paraguai, MS	2004/06	35	56,11	8,89	0
Marcelo & Callil, 2006	Praia do Veludo, RS	2002	45,1	54,9	0	0
Pestana, 2006	Res. Itaipú, PR	2003/05	55,8	26,9	15,4	0
Callil et al, 2006	Corumbá, MS	2006	42	46,6	10,6	0,6
Pinillus e Callil, 2010	Rio Baía, PR	2006/08	41,76	55,58	2,35	0
Gomes e Callil, 2010	Rio Paraná, PR	2006/08	37	40	23	0
Pinillus e Callil, 2011	Ilha da Pintada, RS	2010	36	50	14	0
Gomes e Callil, 2011	Cais do Porto, RS	2010	37,8	56,2	6	0

Estruturas reprodutivas:

No mexilhão dourado, assim como em outros Mytilideos, a produção de gametas ocorre em estruturas acinosas que se distribuem naturalmente pelo manto e ocasionalmente na massa visceral (Figura 1) (Morton, 1973, 1982)

Não há dimorfismo sexual evidente, porém após a abertura da concha, apesar da morfologia externa do manto ser semelhante entre os machos e as fêmeas, a presença de ovócitos ou esperma pode ser identificado a olho nú, por padrões de textura e coloração distintos, comuns nos Mytilidae. Fêmeas maduras apresentam uma coloração que varia em tons de castanho claro a acobreado quando no pico de maturação, enquanto que os machos neste momento apresentam o manto branco leitoso (Figura 1). Esta diferenciação entre machos e fêmeas é ainda mais evidente no marisco *Perna perna* (Linnaeus, 1758), um parente marinho do mexilhão dourado, em que nos machos a coloração é branca-leitosa e nas fêmeas vermelha-alaranjada (Lunetta, 1969).

Incontestavelmente, informações mais confiáveis e úteis sobre a morfologia são obtidas apenas a partir de preparações histológicas das gônadas (Seed & Suchanek, 1992). Embora trabalhoso (provavelmente a razão principal para o seu uso limitado), este método oferece informações detalhadas sobre os tecidos e possibilita acompanhar pormenores sobre o ciclo reprodutivo completo, incluindo o tempo real de desova. A identificação e descrição dos elementos morfológicos e gametogênicos utilizados para o monitoramento do ciclo sexual estão representados na Figura 2. Nas fêmeas, a gônada é composta de vesículas geralmente denominadas como ácinos (Bielefeld, 1991) ou de folículos ovarianos (Haag & Garton, 1992) por ser o local aonde os ovócitos irão se desenvolver (Figura 3). Nos machos, as vesículas onde os espermatozóides se desenvolvem têm sido denominada de lobos espermatogênicos (Garton & Haag, 1993) (Figura 4).

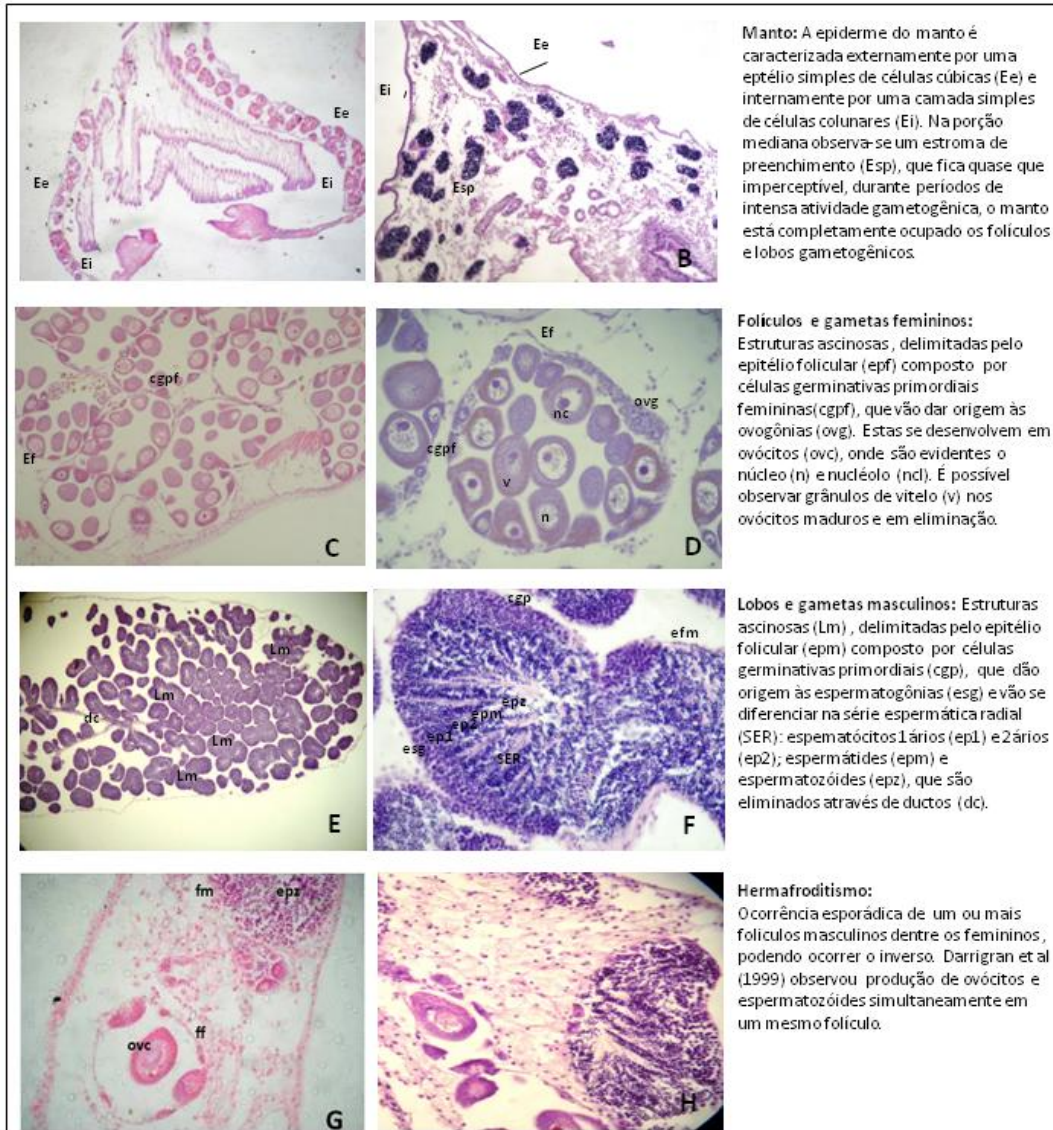


Figura 2. Morfologia microscoscópica das estruturas gametogênicas utilizadas como elementos de classificação dos estádios de desenvolvimento folicular. A) manto feminino, B) manto masculino, C) folículos femininos, D) detalhes dos folículos femininos, E) folículos masculinos, F) detalhes dos folículos masculinos, G) hermafrodita com manto masculino apresentando folículo feminino, H) hermafrodita com manto feminino apresentando folículo masculino.

Os ovócitos e espermatozóides apresentam produção cíclica culminando em um ou mais momentos de desova, comumente associada à fatores ambientais. Estes processos coordenados (maturação e desova) dos gametas são importantes para uma reprodução bem sucessiva. Para estudar a gametogênese, é usual categorizar e caracterizar as sucessivas alterações que os folículos e lobos passam durante a gametogênese, para isso apresentamos uma descrição simplificada, organizada em uma escala compreendendo cinco fases de desenvolvimento gametogenico para ambos os sexos: IM – Início de Maturação, EM – Em Maturação, MA – Maduro, EL – Eliminando e RP - Repouso (Figuras 3 e 4). Estes estádios foram adaptados a partir de

sistemas de classificação proposto por Callil (2003) e validadas com base em Damborenea & Pensashadeh (2006).

A aplicação de estádios de desenvolvimento foi por muito tempo utilizado, mesmo considerando a subjetividade do método, uma vez que apesar de serem elencados critérios morfo-histológicos para a classificação, o treinamento e 'olhar' do pesquisador podem ser tendenciosos. Daí a importância de avaliações quantitativas (Callil & Mansur, 2007), minimizando a subjetividade categórica e transformando medidas como diâmetro, área ou perímetro de ovócitos, folículos e lobos em variáveis contínuas, mais robustas analiticamente. Pensando nisso Pinillos & Callil, (2011) validaram quantitativamente os estádios de maturação, a partir de aproximadamente 15 mil folículos mensurados provenientes de amostras mensais de 15 indivíduos provenientes do rio baía, Pr. A variância de dados biométricos dos elementos gametogênicos (diâmetro, área e perímetro de ovócitos, folículos femininos e lobos espermatogênicos) foi considerada como variável resposta e os estádios como a variável preditora. O diâmetro (20-300 μ m); área (36-4525,3 μ m) e perímetro (85,4-876,5 μ m) diferem significativamente ($p < 0,001$) quando considerados os diferentes estádios (IM, EM, MA e EL). O estágio repouso (RP) não foi considerado devido a população no local estudado apresentar desenvolvimento gametogênicos contínuo.

Ciclo reprodutivo:

Os primeiros estudos que investigaram a produção de gametas em mexilhão dourado são oriundos dos locais de origem desta espécie. Na China, durante a fase de estabelecimento a espécie apresentou dois picos reprodutivos anuais Morton (1982), e em Kyoto, no Japão a atividade reprodutiva foi descrita como ocorrendo apenas uma vez ao ano Iwasaki & Uryu (1998). Segundo Morton (1982), duas desovas anuais são comuns em Bivalves que ocupam águas rasas.

Durante o início do processo de estabelecimento do mexilhão na América do Sul, a produção de gametas foi contínua com proliferação permanente de elementos gametogênicos. Cinco picos de eliminação anuais foram inicialmente descritos no Balneario Bagliardi, rio da Prata, Argentina (Darrigran et al, 1999), Boltovskoy & Cataldo (1998) inferiu uma desova contínua com base na densidade de larvas no ambiente, porém diferenças entre dados histológicos e abundância de larvas no plâncton pode ser explicada como resultante da deriva de larvas de aglomerados de indivíduos isolados em uma área de estudo contígua (Haag & Garton, 1992).

No Brasil, durante a fase de estabelecimento da população na Praia do Veludo, Lago Guaíba, RS a população eliminou gametas durante todo o período estudado (Marcelo & Callil, 2005). Em experimentos desenvolvidos no reservatório de Itaipú, rio Iguaçu, Paraná Silva (2006) descreve três picos anuais e ainda no Paraná, no rio Baía, planície aluvial do rio Paraná, o mexilhão dourado também apresenta proliferação contínua com dois picos pronunciados de eliminação. Neste mesmo estudo, porém no rio Paraná, local relativamente próximo, a gametogênese não foi contínua, apresentando, por três meses consecutivos, um período de inatividade gonadal – Repouso (Uliana et al. 2008; Gomes & Callil, 2010). O local estudado rio Paraná e o no rio Baía são relativamente próximos, porém distintos quanto às características ambientais. Este padrão de interrupção do processo gametogênico, entretanto em estado de Repouso, também detectado no rio Paraguai, em Corumbá - MS, região central do Brasil.

Morton (1982) já afirmava que seria muito difícil relacionar algum padrão de desova, não apenas para *L. fortunei*, como também para *D. polymorpha* e *C. fluminea*, porque estas espécies geralmente são oportunistas, podendo apresentar diversas estratégias para ocupar um gradiente ambiental. A literatura disponível ilustra a

afirmação de Morton (1982) e evidencia que durante o processo de estabelecimento da espécie em um novo ambiente, ainda não existe padrões definidos, uma vez que há uma grande variação tanto na gametogênese e momentos de desova como conseqüentemente nas informações relacionadas à densidades larvais e ao período em que as larvas ocorrem em elevadas densidades.

Tabela II. Revisão dos estudos relacionados ao ciclo reprodutivo de mexilhão dourado na América do Sul durante o período de instalação e estabelecimento do mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857).

Fonte	Local	Período amostral	Início	Final	Abordagem	Varição dos dados	Reprodução	Repouso
Morton, 1982	Hong Kong, China	3 anos	1971	1974	Gametas	10,0 - 60,0µm	mai/jun e nov/dez	ausente
Darrigran et al, 1999	Rio da Prata, AR	30 meses	jul/92	nov/94	Gametas	41,19- 64,37µm	contínuo	ausente
Cataldo & Boltovskoy, 2000	Rio da Plata, AR	17 meses	set/97	jan/99	Larvas	0,0-28000 ind.m-3	ago/abr	mai/jul
Darrigran et al, 2002	Rrio Paraná, AR	14 meses	abr/99	mai/01	Larvas	0 - 259,3 ind.m-3	out/mar	mai/ago
Uliana & Callil, 2006	Rio Paraguai, MS	18 meses	ago/04	mar/06	Gametas	5,27-127,52µm	out/fev	jun/ago
Marcelo & Callil, 2006	Rio Jacuí, RS	12 meses	jan/02	dez/02	Gametas	31-65,5µm	contínuo	ausente
Pestana et al, 2008	Rio Paraná, Pr	13 meses	jan/05	fev/06	Larvas	948,5 ind.m-3	jan/jun	jul/ago
Pestana et al, 2008	Itaipú, rio Iguazu, PR	13 meses	jan/05	fev/06	Larvas	2.755 ind.m-3	set/fev	jul/ago
Boltovskoy et al, 2009	Paraná-Prata, AR	10 anos	1997	2006	Larvas	450-7000 ind. m-3	verão > 17 °C	Inverno, < 17°C
Nakano et al, 2010	Lago Takenuma, JP	18 meses	jun/07	nov/08	Larvas	0-200 ind.m-3	jul/set (17 - 28°C)	out/mai
Nakano et al, 2010	Lago Ohshio, JP	18 meses	jun/07	nov/08	Larvas	0 a 10000 ind.m-3	jun/set (17 - 28°C)	out/mai
Oliveira et al, 2011	rio Paraguai, MS	47 meses	jan/04	nov/07	Larvas	1.629 ± 4571	set/abr (28 - 35°C)	ausente
Oliveira et al, 2011	rio Miranda, MS	47 meses	jan/04	nov/07	Larvas	990 ± 2292	ago/set	fev/mar

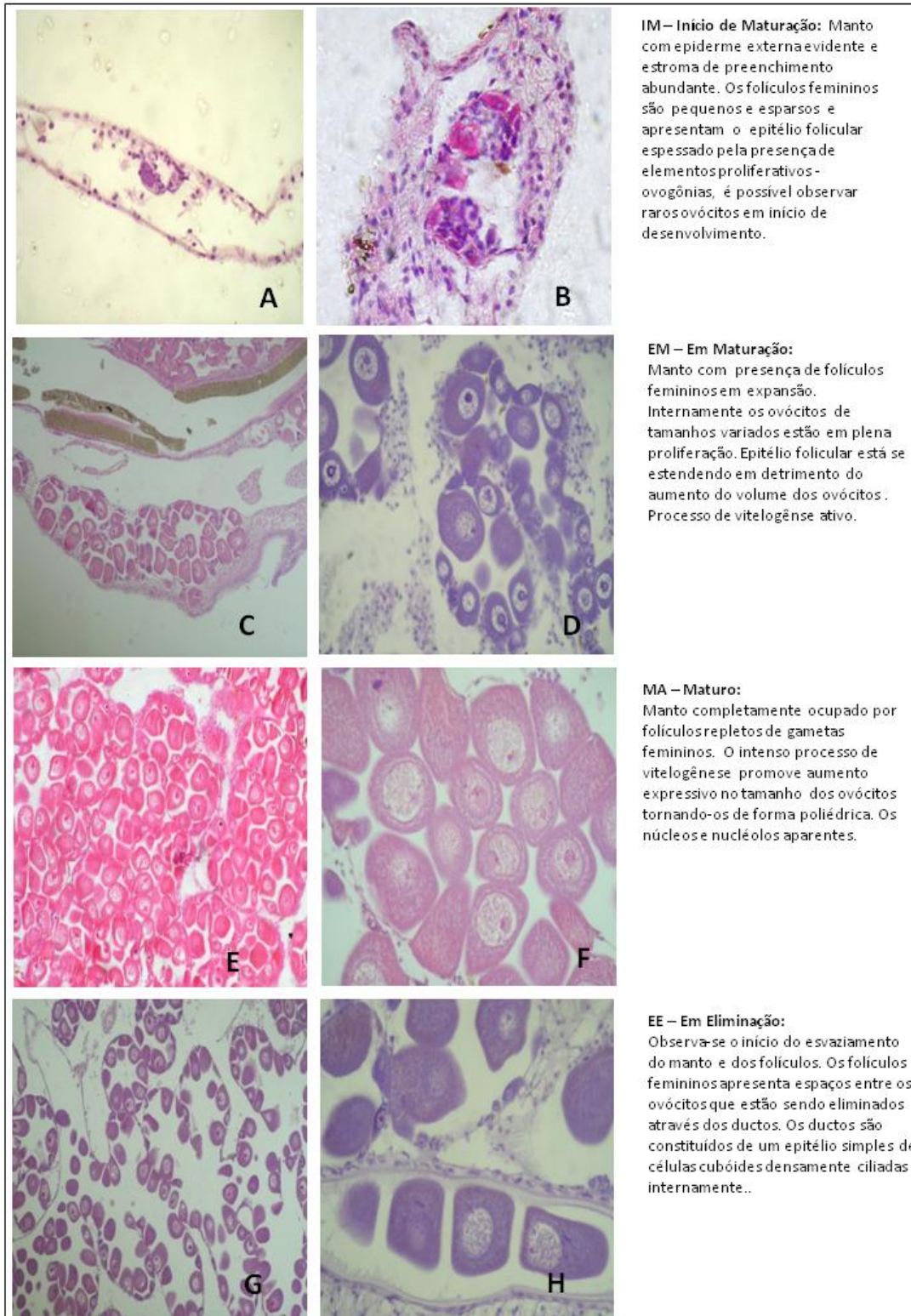


Figura 3. Sucessão de estádios de desenvolvimento de gametas femininos de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857).

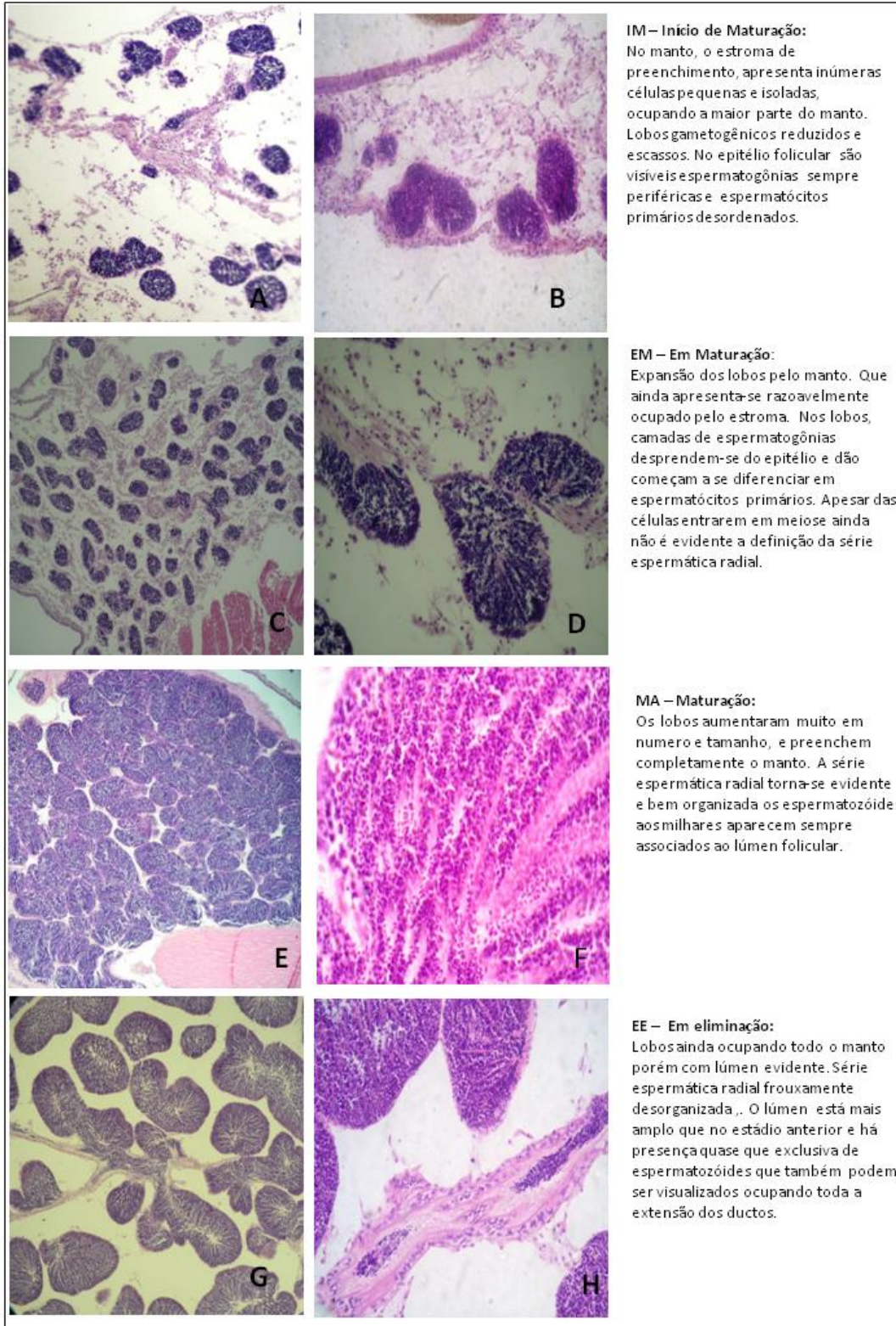


Figura 4. Sucessão de estádios de desenvolvimento de gametas masculinos de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857).

Influências ambientais na gametogênese:

Muito se discute sobre a influência de fatores ambientais como agentes determinantes de respostas reprodutivas. A temperatura, disponibilidade de alimentos e os efeitos de adensamento entre mexilhões vizinhos (macrofouling) têm sido descritas como variáveis críticas que influenciam no processo de produção e eliminação de gametas. No caso de organismos de ampla distribuição, a identificação de fatores que interferem diretamente em determinados processos biológicos pode ser bem complicada. Desde o início da invasão, durante o processo de instalação de *L. fortunei*, a partir de uma detalhada revisão da pouca literatura disponível até então, quase que exclusivamente relacionada à distribuição desta espécie, Ricciardi (1998) já sugeriu alguns limites de tolerância à variáveis físicas e químicas da água.

Todos os trabalhos disponíveis sobre a gametogênese do mexilhão dourado associam quase que exclusivamente a temperatura como fator determinante do desenvolvimento gametogênico (Darrigran et al., 1999; Maroñas et al., 2003; Darrigran et al., 2003; Damborenea et al. 2006) e larval (Darrigran, et al. 2002; Cataldo et al., 2005; Bolovskoy et al 2009; Pestana et al 2008; Oliveira et al 2011). É de se esperar que a variação cíclica da temperatura não esteja diretamente relacionada ao ciclo gametogênico e sim, as oscilações repentinas de temperatura (Morton, 1982), que seriam o gatilho que dispara a desova (Ferreira & Magalhães, 2002). Entretanto, é quase consenso a idéia de que o efeito sinérgico de um conjunto de variáveis ambientais, atuam sincrônica e simultaneamente no ciclo reprodutivo. Morton (1982) já havia sinalizado que existe uma multiplicidade de fatores que determinam mudanças associadas à qualidade de água e absolutamente um único fator pode não ser o determinante exclusivo pelo início e a taxa de gametogênese.

Em locais onde as variações de temperatura são inexpressivas, as características da água podem ser reguladas pela dinâmica hídrica, típica das planícies de inundação sazonais, eg. o Pantanal e a Planície Aluvial do rio Paraná. Nestas áreas úmidas, o pulso de inundação periódico (Junk et al. 1989) pode ser considerado o espelho que resume o sinérgismo de fatores que regulam a dinâmica sexual em moluscos límnicos (Callil 2003; Callil & Mansur, 2007; Callil, 2009; Oliveira, 2011; Callil et al 2012).

Sabemos que para detectar fatores limitantes experimentos rigorosos em campo e laboratório devem ser desenvolvidos a fim de testar, inclusive a variabilidade da tolerância. Estudos relacionados à temperatura como fator regulador do desenvolvimento larval foram conduzidos por Cataldo e Boltovskoy (2005) comprovando que há uma relação direta entre o incremento das taxas de desenvolvimento com o aumento de temperatura. Oliveira et al (2011) demonstra que a temperatura, profundidade e velocidade da água são os fatores que afetam estágios imaturos da população de mexilhão dourado no rio Paraguai, em Corumbá, e discute que o efeito combinado de várias condições causadas por diferentes fatores podem explicar as baixas densidades em alguns locais do Pantanal.

Além dos fatores abióticos, devemos levar em consideração as interferências bióticas como qualidade e disponibilidade de recursos alimentares e interações inter e intra específicas. O efeito da alimentação x sucesso reprodutivo tem sido atribuído por Bocherling (1991); Ram et al.(1996) e Claxton & Mackie, (1998) sendo que a qualidade de alimento pode influenciar inclusive o tamanho dos ovócitos (Waker & Elert, 2003; Wilhelm & Adrian, 2007). Morton (1982) ainda considerou a possibilidade de que a inalação de espermatozoides de indivíduos da mesma espécie induz a desova simultânea. Esta estratégia é vantajosa para indivíduos que formam aglomerados, maximizando o sucesso de fecundação, principalmente durante o processo de instalação e estabelecimento da espécie em um novo ambiente.

Apesar de seus impactos ecológicos e econômicos o mexilhão dourado pode ser usado como um novo recurso e de fácil obtenção para estudos de mecanismos de reprodução.

Fecundação:

A proximidade de indivíduos de sexo oposto dentro dos agrupamentos, *macrofouling*, facilita sucesso fecundação externa. A fecundação desta espécie é externa, e todas as fases de desenvolvimento larval (mórula, trocófora, larva D, veliger, pediveliger e plantígrada) são planctônicas até que a fase de recruta irá colonizar novos locais (Boltovskoy et al., 1999; Santos et al., 2005). Liu et al (1979, apud Morton, 1982) afirmaram que *L. fortunei* incubam os ovos dentro das quatro demibrânquias, porém o próprio Morton, não confirma esta informação e ainda questiona este tipo de comportamento, uma vez que não é usual dentre os Mytilidae, os quais nem apresentam estruturas adequadas para a função de incubação nos ctenídeos. Nós temos processado histologicamente varias centenas de indivíduos e nenhum caso de incubação foi observado, corroborando com os questionamentos de Morton (1982).

Referencias Bibliográficas:

Bielefeld, U. 1991. Histological observation of goands and digestive gland in starving *Dreissena polymorpha*. **Malacologia** 33:31—42.

Boltovskoy, D.; Cataldo, D. 1999. Population dynamics of *Limnoperna fortunei*, an invasive fouling mollusc, in the Lower Parana River (Argentina). **Biofouling**, 14: 255.

Boltovskoy, D.; Gibbons, M.J.; Hutchings, L.; Binet, D. 1999. General biological features of the South Atlantic. In: Boltovskoy, D. (Eds.). **Zooplankton of the South Atlantic**. Backhuys Publishers, Leiden. pp. i-xvi+1706. (2 volumes)

Boltovskoy, D.; Sylvester, F.; Otaegui, A.; Leites, V.; Cataldo, D. 2009. **Austral Ecology**. 34, 719–730

Borcherding, J. 1991. The annual reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. **Oecologia** 87:208-218

Callil, C.T. 2003. **Base de dados direcionada a elaboração de um programa de monitoramento de águas continentais utilizando moluscos bivalves**. 227f. Tese – Pós- graduação em biociências – Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul – PUCRS, Porto Alegre.

Callil, C.T.; Mansur, M.C.D. 2007. Gametogênese e dinâmica da reprodução de *Anodontites trapesialis* (Lamarck) (Unionoidea, Mycetopodidae) no lago Baía do Poço, planície de inundação do rio Cuiabá, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 24(3): 825-840.

Callil, C.T. 2009. Influence of environmental factors on reproduction of two sympatric species of *Anodontites* (Mycetopodidae: Unionoidea) in the center of south America. **Abstracts Book of the International Symposium of Freshwater Mollusk Conservation Society**. April, 19-24. Baltimore, Maryland.

Cataldo, D. Boltovskoy, D. 2000. Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the lower Paraná river and the Rio de la Plata estuary (Argentina). **Aquatic Ecology** 34: 307–317.

Cataldo, D.; Boltovskoy, D.; Hermosa, J.; Canzi, C. 2005. Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). **Journal of Molluscan Studies**. 71(1): 41-46

Choy, S. S.; Shin, C. N. 1985. Studies on the early development and larva of larva in *Limnoperna fortunei*. Korean J. **Malacology** 1:5-12. (in Korean)

Coe, W. R. 1943. Development of the Primary Gonad and Differentiation of Sexuality in *Teredo navalis* and other Pelecypod Mollusks. **Biol. Bull.**, Woods Hole, 84: 178-186.

Claxton, W.T.; Mackie, G.L. 1998. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in Eastern Lake Erie. **Canadian Journal of Zoology**, 76:;2010–2019.

Damborenea, C.; Pensashadeh P.E. 2006. Biología Reproductiva de *Limnoperna fortunei*. p.69-82. in: Darrigran, G. & Damborenea, C. (Eds). **Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano**. Edulp, La Plata, Argentina, 219p.

Darrigran G.; Damborenea M.C.; Penchaszadeh P. 1998. A case of hermaphroditism in the freshwater invading bivalve *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) from its first American habitat (Río de la Plata, Argentina). **Iberus** 16(2): 99-104

Darrigran, G.; Penchaszadeh, P.; Damborenea, M.C.; 1999. The reproductive cycle of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) from a Neotropical Temperate Locality. **Journal of Shellfish Research**, 18(2): 361-365.

Darrigran G., Penchaszadeh P., Damborenea C. & Greco N. 2002. Abundance and distribution of golden mussel *Limnoperna fortunei* larvae in a Hydroelectric Power Plant in South America. In: **Proceedings of the 11th International Aquatic Nuisance Species and Zebra Mussel Conference**, Alexandria, USA, pp. 312–16.

Darrigran, G.; Damborenea, M.C.; Penchaszadeh, P.; Taraborelli, C. 2003. Adjustments of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia : Mytilidae)after 10 years of invasion in America. **Journal of Shellfish Research**. 22(1): 141-146.

Ferreira, J.F e Magalhães, A.R.M. 2002. **Cultivo de mexilhões** 2002. Disponível em <http: www. http://bgnaescola.files.wordpress.com/2010/09/cultivo_mexilhoes.pdf>. Acesso em: 29 outubro 2011.

Garton, D.; Haag, W. 1993. Seasonal reproductive cycles and settlement patterns of *Dreissena polymorpha* in western Lake Erie. In Nalepa, T. F.; Schloesser, D. W. (Eds.), **Zebra mussels: Biology, impact and control**. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida. 111-128p

Haag, W.R.; Garton, D.W. 1992. Synchronous spawning in a recently established population of the European zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. **Hydrobiologia**. 234:103-110.

Iwasaki, K.; Uryu, Y. 1998. Life cycle of a freshwater mytilid mussel, *Limnoperna fortunei*, in Uji River, Kyoto. **Jpn J Malacol** 57(2):105–113

Lee, J.S.; Joo, J.Y.; Park, J.J. 2007. Histology and ultrastructure of the mantle epidermis of the equilateral venus, *Gomphina veneriformis* (Bivalvia: Veneridae). **Journal of Shellfish Research** 26(2):413-421.

Lunetta, J.E. 1969. Fisiologia da Reprodução de mexilhões (*Mytilus perna* L. Mollusca Lamellibranchia). **Bol. de Zool. Bio Mar.** São Paulo, 26:33-111.

Mansur, MCD.; Richinitti, L.; dos Santos, C.P. 1999. *Limnoiperna fortuenei* (Dunker, 1857) molusco bivalve invasor na Bacia do Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil. **Biociencias**, Porto Alegre, 7(2): 147-149.

Marcelo, M.S.; Callil, C.T. 2006. **Gametogênese de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) no Lago Guaíba, Porto Alegre - RS.** TCC. Graduação em ciências biológicas – Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT. Cuiabá. 2006. 30pp.

Marcelo, M.S.; Uliana, E.R.; Callil, C.T.; Mansur, M.C.D.; Oliveira, M.D.; Mezzomo, B. P.; Massolil JR, E.V. 2005. Aspectos da reprodução de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalve, Mytiliidae). In: PIMENTA, A. & SANTOS, S. (Eds) XIX Encontro Brasileiro de Malacologia, 2005, Rio de Janeiro. **Anais do XIX Encontro Brasileiro de Malacologia.** p. 219.

Maroñas, M.E.; Darrigran, G.A.; Sendra, E.D.; G. Breckon. 2003. Shell growth of the golden mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), in the Rio de la Plata, Argentina. **Hydrobiologia** 495: 41–45.

Massoli Jr, E.V.; Callil, C.T. 2012. Influência da variação fluviométrica na densidade, estrutura etária e atividade gametogênica *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Veneroida) em trecho do rio Cuiabá, Santo Antonio do Leverger, MT. In: **Informe sobre espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil/Ministério do Meio Ambiente. Estudo de Caso.** Cap. 7. 201-218p. In press.

Mooney, H. A.; Drake, J. A. 1989. Biological invasions: a SCOPE program overview. p. 491–508. In: DRAKE, J.A.; MOONEY, H.A.; DI CASTRI, F.; GROVES R.H.; KRUGER, F.J.; REJMÁNEK, M. WILLIAMSON, M. (Eds). **Biological invasions: a global perspective.** John Wiley & Sons, New York.

Morton, B. 1977. The populations dynamics of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalve: Mytilicea) in plover cove reservoir, Hong Kong. **Malacologia** 16(1):165-182.

Morton, B. 1982. The reproductive cycle in *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalve: Mytilidae) fouling hong kong's raw water supply system. **Oceanologia et Limnologia Sinica** 13(4):319-324.

Nichols, S. J. 1993. Spawning of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and rearing of veligers under laboratory conditions. In: Nalepa, T. F. & Schloesser, D. W. (Eds.). **Zebra mussels: Biology, impacts, and control.** Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, 315p.

Pastorino, G.; Darrigran, G.; Martin, S. M.; Lunaschi, L. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. **Neotropica** **39**:34.

Pestana, D.; Pie, M. R.; Ostrensky, A.; Boeger, W. A. ; Andreoli, C.; Franceschi, F.; Lagos, P. 2008. Seasonal Variation in Larval Density of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) in the Iguçu and Paraná Rivers, in the Region of Foz do Iguçu, Paraná, Southern Brazil.. **Arch. biol. technol.** **51** (3):607-612

Pinillos, A.C.M e Callil, C.T. 2011. **Estudo da reprodução de *Limnoperna fortunei* (dunker, 1857) no rio Baía – Paraná, Brasil.** TCC. Graduação em Ciências Biológicas – Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT Cuiabá, Brasil 24pp.

Ram, J. L.; Fong, P. P.; Garton, D. W. 1996. Physiological aspects of zebra mussel reproduction: Maturation, spawning and fertilization. **Amer. Zool.** **36**:326-338.

Ricciardi, A.; Rasmussen, J.B. 1998. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** **55**:1759-1765.

Saucedo, P. E.; Gómez-Robles, E. 2008. Does gametogenesis occur naturally in pearl oyster mantle tissue?. **SBPC Pearl Oyster Information Bulletin #18 – November 2007**

Seed, R.; Suchanek, T.H. 1992. Population and community ecology of Mytilus. In: **The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture** p.87–169. Elsevier, Amsterdam. (E. Gosling, ed.),

Silva, D. P. 2006. **Aspectos Bioecológicos do Mexilhão Dourado (*Limnoperna fortunei*) (Bivalvia Mytilidae) (Dunker, 1857).** Tese de doutorado. Programa de pós-graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, Brasil, 123pp.

Santos, C. P.; Wurdig, N. I.; Mansur, M. C. 2005. Fases Larvais do Mexilhão Dourado *Limnoperna fortunei* (dunker, 1857) (molusca bivalvia mitilidae) na Bacia do Guaíba, Rio Grande do Sul Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **22**(3):702-708.

Taraborelli, A. C.; Damborenea, M. C.; Penchaszadeh, P. Y.; Darrigran, G. 2001. Ciclo reproductivo del bivalvo invasor *Limnoperna fortunei* (MYTILIDAE) em la region neotropical de clima templado. ACTAS **Seminário Internacional sobre Gestión Ambiental e Hidroelectricidad** 19 al 22 de setiembre de 2001-Complejo Hidroeléctrico de Salto Grande. (**verificar se pode ou não, entrar nas referencias**)

Uliana, E.R., Callil, C.T. 2006. **Avaliação do ciclo sexual do mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), no Rio Paraguai, Porto Esperança – MS.** TCC. Graduação em Ciências Biológicas – Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT Cuiabá, Brasil. 33pp.

Wacker, A.; von Elert, E. 2003. Food quality controls reproduction of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). **Oecologia** **135**: 332-338.

Wilhelm, S.; Adrian, R. 2007. Long-term response of *Dreissena polymorpha* larvae to physical and biological forcing in a shallow lake. **Oecologia** **151**: 104-114