



**“Reporte de los aspectos biológicos, ecológicos y la invasión de los mejillones cebra
(*Dreissena polymorpha*) y quagga (*D. bugensis*)”**



ROBERTO EDUARDO MENDOZA ALFARO

31 de julio, 2019

“Las opiniones, análisis y recomendaciones de política incluidas en este informe no reflejan necesariamente el punto de vista del Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, como tampoco de su junta ejecutiva ni de sus estados miembros.”

Proyecto GEF-EEI_ Servicios de consultoría para la realización de un taller de capacitación para personal de Gobierno y la elaboración de un protocolo de cooperación entre las dependencias gubernamentales en México para dar respuesta ante alertas de especies acuáticas invasoras

Título: Reporte de los aspectos biológicos, ecológicos y la invasión de los mejillones cebra (*Dreissena polymorpha*) y quagga (*D. bugensis*).

Objetivo: Elaborar un reporte detallado de acuerdo con la literatura existente sobre aspectos biológicos, ecológicos y de la invasión de los mejillones *Dreissena polymorpha* y *D. bugensis*.

Autor: Roberto Eduardo Mendoza Alfaro, Sergio Luna, Israel Rojo Ramos & Flor Sanchez.

Modo de citar el informe: PNUD México (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo). 2019. Reporte de los aspectos biológicos, ecológicos y la invasión de los mejillones cebra (*Dreissena polymorpha*) y quagga (*D. bugensis*). Proyecto 083999 “Aumentar las Capacidades Nacionales para el Manejo de las Especies Exóticas Invasoras (EEI) a través de la Implementación de la Estrategia Nacional de EEI”. Mendoza, R., Luna, S., Rojo-Ramos, I., Sánchez, F., Medina-Arellano, E. Laboratorio de Ecofisiología, U.A.N.L., San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México. 166 pp.

Área geográfica objeto del informe: México

Fecha de inicio del proyecto: 31/04/2019

Fecha de terminación del proyecto: 31/10/2019

Acciones y objetivos estratégicos del proyecto GEF:

Acciones estratégicas	Objetivos estratégicos
Revisar, adecuar y desarrollar el marco legal y normativo	Prevenir, detectar y reducir el riesgo de introducción, establecimiento y dispersión de especies invasoras
Desarrollar capacidades científicas, técnicas, humanas e institucionales	
Establecer la coordinación entre poderes, intergubernamental, interinstitucional y con la sociedad	Establecer programas de control y erradicación de poblaciones de especies invasoras que minimicen o eliminen sus impactos negativos y favorezcan la restauración y conservación de los ecosistemas
Impulsar la divulgación, la educación y la concientización de la sociedad en general	Informar oportuna y eficazmente a la sociedad para que asuma responsablemente las acciones a su alcance en la prevención, control y erradicación de las especies invasoras
Generar conocimiento para la toma de decisiones informadas	

Resumen: Las especies exóticas invasoras constituyen en la actualidad uno de los principales factores de cambio de la biodiversidad, ya que han venido generado importantes alteraciones ambientales globales, y en conjunto con las modificaciones del hábitat están cambiando la faz de la tierra al provocar la extinción de cientos de especies y la reducción de numerosos ecosistemas. A nivel mundial sobresalen sin duda las invasiones de los mejillones cebra (*Dreissena polymorpha*) y quagga (*D. bugensis*), originarias de la región Ponto-Caspiana, las cuales fueron introducidas por medio del agua de lastre en Norteamérica a finales de los 80s, desde donde se dispersaron rápidamente. En el presente reporte se hace una revisión sobre los aspectos biológicos, ecológicos y de la invasión de éstas especies. Ambas especies poseen características similares y una vez introducidas en una región resultan altamente exitosas en su establecimiento debido a que se trata de especies oportunistas, de rápido crecimiento, con una alta tasa de reproducción (hasta un millón de huevos por año por hembra), dispersión activa durante su fase planctónica y dispersión pasiva durante su fase sésil (anclada a botes y plantas) y una amplia tolerancia a las variaciones ambientales. En particular destaca su capacidad de formar densas colonias que pueden cubrir grandes extensiones del sustrato de los cuerpos de agua, incluyendo otros organismos, embarcaciones, tuberías y canales de riego. Al establecerse y multiplicarse pueden ocasionar daños a la infraestructura ya que terminan por obstruir las tuberías y canales impidiendo su buen funcionamiento, limitando el paso de agua e incluso provocando cortes del suministro eléctrico en las ciudades. Por otra parte, debido a su gran capacidad de filtración (hasta un litro de agua por día por individuo), ocasionan la clarificación de los cuerpos de agua con la consecuente pérdida de productividad primaria, lo que generalmente trae consigo repercusiones a nivel de las redes tróficas y ciclos biogeoquímicos. Adicionalmente, bioacumulan toxinas que posteriormente causan daños en las especies nativas que llegan a consumirlos acentuando aún más los impactos que se tornan multiespecíficos. Estos mejillones pueden ocasionar enormes pérdidas económicas a causa de los impactos provocados, pero también por los importantes costos que implica la prevención, pero sobre todo el control y erradicación de estos organismos.

Índice

1. Introducción	1
2. Biodiversidad y sistemática	3
3. Descripción morfológica.....	5
4. Estatus	12
4.1 <i>Dreissena polymorpha</i>	12
4.2 <i>Dreissena bugensis</i>	12
5. Biología y ecología.....	14
5.1 Distribución	15
5.2 Habitat.....	21
5.3 Reproducción y ciclo de vida.....	22
5.4 Alimentación (filtración).....	28
5.5 Ecofisiología.....	31
5.5.1 Mejillón cebra.....	32
5.5.2 Mejillón quagga.....	37
5.6 Parásitos.....	44
5.7 Patógenos.....	48
5.8 Competidores.....	54
5.9 Depredadores.....	55
6. Introducción de dreisénidos en México	60
6.1 Riesgo de introducción del mejillón cebra y quagga.....	60
6.2 Riesgo de establecimiento de los mejillones cebra y quagga	68
7. Vías de introducción.....	69
8. Impactos.....	72
8.1 Impactos Ecológicos	73
8.2 Especies sensibles	80
8.3 Amenazas interconectadas	84
8.4 Interacciones entre especies Ponto-Caspianas (otras facilitaciones)	84
8.5 Impactos sanitarios	86
8.6 Impactos Económicos.....	90
8.7 Impactos Sociales	92
9. Tipos de control.....	95
9.1 Métodos Químicos	96

9.1.1 Pesticidas.....	96
9.1.2 Componentes encapsulados	107
9.2 Métodos Físicos.....	108
9.3 Métodos Biológicos.....	121
9.3.1 Exposición a patógenos y parásitos en grandes concentraciones	121
9.3.2 <i>Métodos Endócrinos</i>	122
9.3.3 <i>Zequanox</i> ®	123
9.4 Métodos Genéticos	125
10. Mejillones dreisénidos y Cambio Climático	127
10.1 Alteraciones en la química del agua.....	131
REFERENCIAS.....	134

1. Introducción

Las especies exóticas invasoras constituyen en la actualidad uno de los principales factores de cambio de la biodiversidad, ya que han generado importantes alteraciones ambientales globales, y en conjunto con el cambio climático, las modificaciones del hábitat, la contaminación y la sobre-explotación están cambiando la faz de la tierra al provocar la extinción de miles de especies y la reducción o pérdida de numerosos ecosistemas (IPBES, 2019).

De la gran cantidad de especies acuáticas exóticas que se han establecido a nivel mundial sobresalen sin duda el mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*) y el mejillón quagga (*D. bugensis*) de la familia Dreissenidae debido a que se trata de especies oportunistas, de rápido crecimiento, con una alta tasa de reproducción y una amplia tolerancia a las variaciones ambientales (Morton, 1989). Estas características inherentes han originado que, al haber sido accidentalmente introducidos fuera de su área de distribución original, se hayan convertido en especies invasoras de alto impacto en diversos países de Europa y Norteamérica. En virtud de la magnitud de los impactos provocados por estos mejillones, la especie *D. polymorpha* está considerada hasta el momento dentro de las cien especies exóticas invasoras más dañinas del Mundo, de acuerdo con el listado elaborado por el Grupo Especialista de Especies Invasoras (GEEI) de la Comisión de Supervivencia de Especies (CSE) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Lowe *et al.*, 2000). Esta lista tiene como base dos criterios fundamentales: la severidad de los impactos sobre la biodiversidad o actividad humana y ser ejemplos ilustrativos de importantes temas relacionados con las invasiones biológicas.

Estas especies de mejillones dulceacuícolas son originarias de la región Ponto-Caspiana, y su dispersión en diversas partes del mundo ha ocurrido posteriormente a su introducción accidental por medio de las aguas de lastre (McMahon, 1996). En el caso particular de Norteamérica el mejillón cebra se introdujo en 1988 en el lago Saint Clair y el mejillón quagga en 1989 en el lago Erie, en la zona de los Grandes Lagos entre Estados Unidos y Canadá, desde donde se dispersaron rápidamente, inicialmente hacia el sureste de los EE.

UU. y posteriormente al oeste (Drake & Bossenbroek, 2004). Son especies invasoras altamente exitosas cuyas colonias son capaces de cubrir grandes extensiones del sustrato de los cuerpos de agua incluyendo otros organismos, embarcaciones, tuberías y canales de riego en poco tiempo. Al establecerse y multiplicarse pueden ocasionar daños a la infraestructura ya que terminan por obstruir las tuberías y canales impidiendo su buen funcionamiento y limitando el paso de agua. Esta obstrucción puede causar el sobrecalentamiento de turbinas hidroeléctricas, deficiencia del flujo de agua para uso urbano, para riego y otros problemas. Dentro de las características de estos mejillones destaca su enorme capacidad de filtración, lo que ocasiona que lleguen a provocar la pérdida de productividad primaria al clarificar los cuerpos de agua. Adicionalmente, como producto de esta extraordinaria tasa de filtración pueden acumular grandes cantidades de pesticidas y metales pesados, que posteriormente llegan a causar enfermedades en las especies nativas que eventualmente las consumen, así como a las redes tróficas a las que pertenecen (Strayer, 2009). Estas especies pueden ocasionar enormes pérdidas económicas a causa de los impactos provocados, pero también por los importantes costos ocasionados por la prevención, control y erradicación de estos organismos. Se ha documentado en diversas ocasiones que una vez que se llegan a establecer resulta sumamente difícil erradicarlos, lo que queda de manifiesto en la importante inversión anual que realizan los Estados Unidos para prevenir su dispersión y llevar a cabo acciones de control y mitigación de daños que sobrepasan los mil millones de dólares anuales (Pimentel *et al.*, 2005).

Desde hace varios años había existido un riesgo latente de que estos organismos entraran al país debido a los intercambios de agua entre México y Estados Unidos en la zona fronteriza. Presumiblemente, como consecuencia de este intercambio a finales de 2011 la Comisión Internacional de Límites y Aguas (CILA) detectó la presencia de mejillones dreisénidos (*Dreissena* sp.) en la cuenca baja del Río Colorado. Al parecer, debido al manejo que se dio a los canales a principios de 2012, no se han vuelto a detectar estos organismos en la zona, sin embargo, tampoco se han llevado a cabo acciones de monitoreo para tener la certeza de que estas especies ya no se encuentran en la región. Lamentablemente ahora que estas especies han entrado en territorio nacional se teme su inminente dispersión en

los estados del norte del país, lo que sin duda podría tener consecuencias graves no solo para los ecosistemas sino para la economía del país y la región. De aquí se deriva la ingente necesidad de contar con un análisis de riesgo de ambas especies y un sistema de detección temprana y respuesta rápida en sitios estratégicos de la frontera con el fin de tomar las acciones pertinentes para impedir la dispersión de estas especies a los cuerpos de agua próximos a donde se encuentra actualmente, evitando así el daño consecuente a regiones y especies de importancia para México.

2. Biodiversidad y sistemática

La clasificación taxonómica detallada de estas especies según McMahon (1991) y el *Sistema Integrado de Información Taxonómica* (ITIS) (www.itis.gov) es la siguiente:

Phylum: Mollusca

Clase: Bivalvia (Linnaeus, 1758)

Subclase: Heterodonta (Neumayr, 1884)

Orden: Veneroida (H. Adams and A. Adams, 1856)

Superfamilia: Dreissenoidea (Gray, 1840)

Familia: Dreissenidae (Gray, 1840)

Género: *Dreissena* (Beneden, 1835)

Especie: *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) – mejillón quagga

Especie: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – mejillón cebra

La relación de la superfamilia Dreissenoidea con otros grupos de bivalvos ha sido material de discusión por décadas. En 1771, Pallas describió por primera vez a *D. polymorpha* asignándolo al género *Mytilus*. Fue hasta 1835 que constataron que los dreisenidos presentaban características diferentes a los mitílidos y crearon el género llamado *Dreissena*, el cual fue asignado poco después a la superfamilia Dreissenoidea. Posteriormente, diversos estudios revelaron que los mitílidos y los dreisenidos no estaban relacionados y que la anatomía de los dreisenidos correspondía a la de los eulamelibranquios. Las similitudes entre mitílidos y dreisenidos son resultado de evolución convergente. Se considera que la

superfamilia Dreissenoidea esta mayormente relacionada con la superfamilia Corbiculoidea dentro de la que se encuentran las familias Corbiculidae y Sphaeriidae (Fig. 1a). Esto significaría que todos estos grupos de agua dulce y salobre forman un solo grupo monofilético proveniente de ancestros marinos veneroideos (perteneciente al orden Veneroida) del Mesozoico. Se ha estimado que la superfamilia Dreissenoidea evolucionó a partir de ancestros de la superfamilia Corbiculoidea en el Eoceno. La familia Dreissenidae está integrada por tres géneros, *Dreissena*, *Mytilopsis* y *Congeria*. Actualmente, tanto el mejillón cebra, como el mejillón quagga pertenecen al género *Dreissena* (van der Velde *et al.*, 2010).

Estudios morfológicos y genéticos realizados en los mejillones cebra y quagga han permitido establecer que, a pesar de su gran similitud, ambas especies son morfológica y genéticamente distintas (Spidle *et al.*, 1994; Rosenberg y Ludyanskiy, 1994; Marsden *et al.*, 1996). Anteriormente se consideraba que *D. bugensis* y *D. rostriformis* eran dos especies diferentes, y no fue hasta después del 2000, mediante el uso de análisis moleculares, que se concluyó que eran dos sub-especies de la misma especie (Stepien *et al.*, 2003; Therriault *et al.*, 2004). A partir de este momento se recomendó usar el nombre ancestral *D. rostriformis*, con dos sub-especies *D. r. bugensis* y *D. r. distincta* (Therriault *et al.*, 2004; Orlova *et al.*, 2005). En el mismo sentido, con el tiempo se han identificado tres subespecies de *D. polymorpha*: *D. p. polymorpha*, *D. p. gallandi* y *D. p. anatolica* (van der Velde *et al.*, 2010).

Otras dos especies pertenecientes a la familia Dreissenidae, nativas de la región Balcánica, han venido expandiendo su rango convirtiéndose en especies invasoras en Europa y se ha considerado probable que pudieran llegar posteriormente a América de la misma forma que sus congéneres (Wilke *et al.*, 2010).

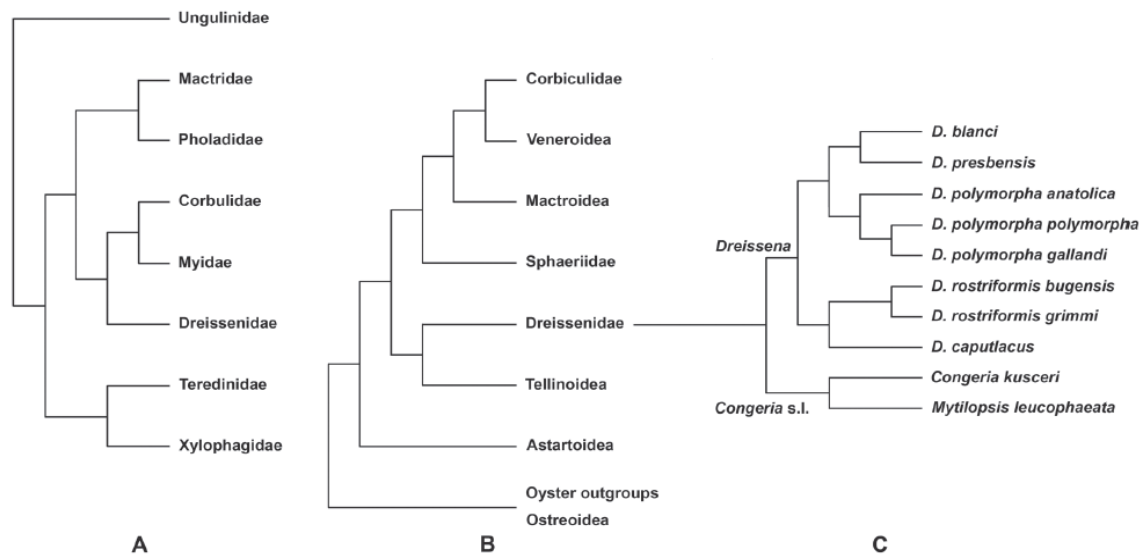


Figura 1. A. Árbol filogenético incluyendo la familia Dreissenidae. B. Árbol filogenético de bivalvos moluscos con 3 heterodontos (Sphaeriidae, Corbiculidae y Dreissenidae) los cuales han tenido una radiación exitosa en agua dulce y estuarina. C. Árbol filogenético de los dreisenídeos recientemente clasificados (tomado de van der Velde et al., 2010).

3. Descripción morfológica

El mejillón cebra, es un bivalvo mitiliforme con una talla de aproximadamente 25 a 35 mm, cuya concha es delgada, alargada, con volumen y con un prominente borde angular (Effler & Siegfried, 1994; Patterson *et al.*, 2005). La cubierta exterior de la concha generalmente está bien pulida y es de color café claro con una serie de bandas alternadas de color negro o café transversales, anchas y oscuras, que pueden ser rectas o en forma de zigzag. El epíteto específico “polymorpha” se deriva de sus múltiples variaciones en el color, patrón y forma de la concha. La concha es regularmente triangular con umbos claramente puntiagudos. Subyacente al umbo, se sitúa la placa del mióforo, la que es amplia y bien desarrollada, carente de dientes laterales. Las valvas están infladas y se reducen a un perfil más plano a lo largo de los márgenes ventral y anterior. Una cresta aguda que se extiende desde los umbos hasta el punto posterior del margen ventral forma un “hombro” distintivo (CABI, 2018). La parte interior de la concha tiene una línea blanca y un septo grande al cual se unen los músculos anteriores retractores y abductores (Verween *et al.*, 2010). Los márgenes dorsales son redondeados, contrastando con los márgenes ventrales que son

relativamente aplanados (Pathy & Mackie, 1993; Claxton & Boulding, 1998). Este último aspecto es importante ya que de acuerdo con Therriault *et al.*, (2012), los mejillones cebra se pueden diferenciar de los demás dreisénidos por su lado ventral plano.

Los mejillones quagga por lo general, tienen franjas de color marrón claro y oscuro y en ocasiones negras distribuidas de manera alternada (Fig. 2). Usualmente tienen un anillo oscuro concéntrico en la concha, son más pálidos cerca de la bisagra, y rara vez alcanzan más de 51 mm de longitud. Tiene una carina redondeada, entre la cara ventral y dorsal. Además de un lado ventral convexo que algunas veces puede ser distinguido colocando la concha sobre su lado ventral de modo que un mejillón quagga no mantiene el equilibrio y un mejillón cebra sí. En general, los quagga tienen una forma redondeada y un surco del biso sobre el lado ventral cerca de la bisagra. Si los quagga son vistos por su lado ventral, las valvas serían claramente asimétricas. Sin embargo, debido a la plasticidad fenotípica, una identificación visual no siempre es aceptable para diferenciar entre el mejillón cebra y quagga (Benson *et al.*, 2019b).

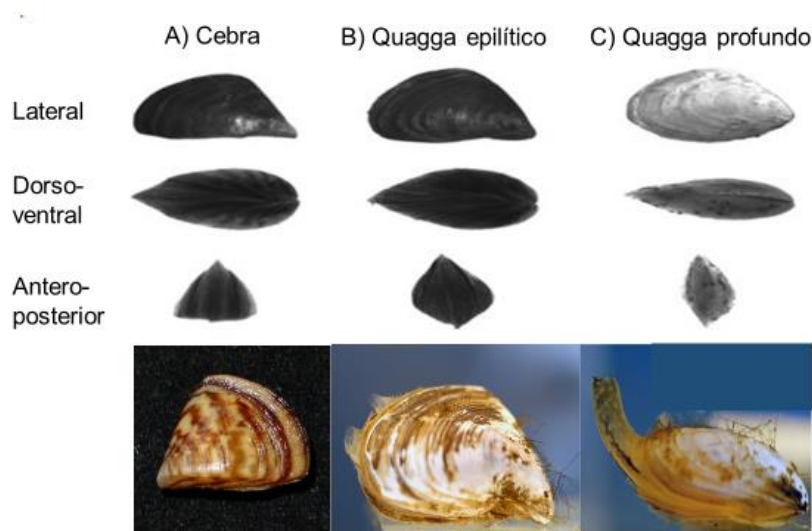


Figura 2. A) Mejillón cebra B) Mejillón quagga, forma poco profunda C) Mejillón quagga, forma profunda. Tomada de USGS Nonindigenous Aquatic Species webpage (<https://nas.er.usgs.gov/queries/factsheet.aspx?speciesid=5> y <https://www.herrerainc.com/category/habitat/feed/>).

A diferencia del mejillón cebra, el quagga es más grande, redondo y ancho (Lei & Miller, 1994) (Fig. 3). En el mejillón quagga los colores y el bandeo son altamente variables entre individuos y puede estar ausente en algunos (Marsden *et al.*, 1996). Se ha sugerido que el mayor tamaño del quagga le confiere una ventaja competitiva sobre el mejillón cebra (Garton *et al.*, 2005). No obstante, esta ventaja llega a ser compensada por la mayor fragilidad de las conchas del mejillón quagga, haciéndolo más vulnerable a la depredación por los peces (Diggins *et al.*, 2004). Cabe destacar que la plasticidad de la concha de los mejillones quagga varía de acuerdo con la profundidad, ya sean aguas profundas o epilíticas, característica que no poseen los mejillones cebra. Esta variabilidad morfológica se ve reflejada en dos morfotipos de *D. bugensis* los cuales, aparentemente, no están determinados genéticamente sino ambientalmente (Peyer *et al.*, 2010). Las formas epilíticas muestran mayor similitud con el mejillón cebra y se adhieren a sustratos duros usando el biso (May & Marsden, 1992). Por el contrario, las formas de profundidades tienen una concha más alargada y frágil, viven parcialmente enterradas en sustratos suaves extendiendo su sifón hacia arriba para capturar partículas de alimento, presentando pequeños hilos bisales o carentes de éstos (Dermott & Munawar, 1993).

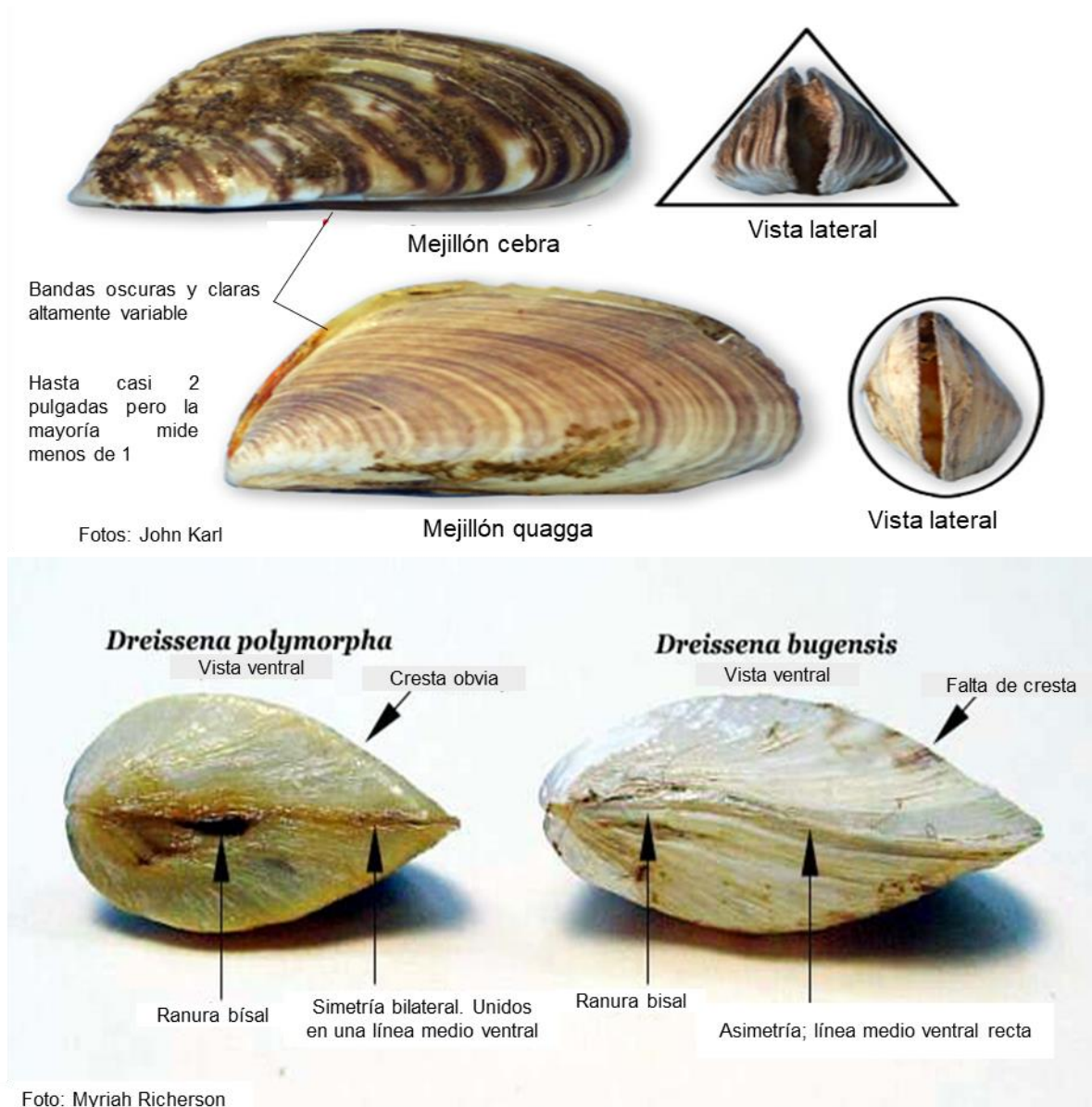


Figura 3. Diferencias entre mejillón cebra y quagga, vista del lado ventral de la concha. Tomada de USGS Nonindigenous Aquatic Species webpage (<https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?speciesID=95>) y Minnesota Sea Grant (<http://www.seagrant.umn.edu/ais/mussel>).

El biso es una fibra natural formada y secretada por ciertos moluscos, permitiéndoles fijarse en distintos sustratos (Fig. 4). Ekroat *et al.* (1993), describe dos tipos de filamentos producidos por los mejillones, los permanentes y los temporales. Los filamentos de fijación permanente forman grupos y constituyen la mayor cantidad de la masa del biso. Mientras que los filamentos de fijación temporal son escasos y se originan individualmente

arreglados en forma de trípode. Por semana, un mejillón adulto puede secretar hasta 23 filamentos de fijación, pero esta cantidad puede variar según las propiedades físicoquímicas del agua y la fuerza de adhesión depende de la composición de materiales del sustrato al cual se adhiere (Ackerman *et al.*, 1992; Claudi & Mackie, 1994). Adicionalmente, el mejillón cebra y quagga son los únicos bivalvos en Norteamérica que presentan hilos bisales en la etapa adulta. Los mejillones nativos de agua dulce únicamente presentan un delgado hilo bisal durante su etapa juvenil (Boelman *et al.*, 1997). Una diferencia importante entre ambas especies de dreisénidos es la producción más rápida y variable de hilos bisales de *D. polymorpha* respecto a *D. bugensis*, la cual puede ser una adaptación para ambientes inestables donde las fluctuaciones en las corrientes de agua son prominentes (Claxton y Boulding, 1998; Peyer *et al.*, 2009, 2010).

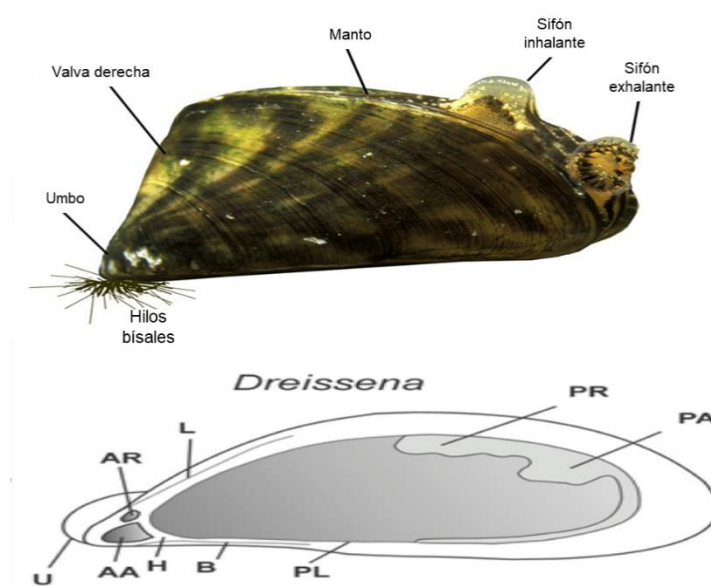


Figura 4. Partes morfológicas principales del mejillón cebra. AA: Cicatriz del músculo aductor anterior, AR: Cicatriz del músculo retractor anterior, B: Muesca bisal, H: Septo, L: Ligamento, PA: Cicatriz del músculo aductor posterior, PR: Cicatriz del músculo retractor posterior, PL: Línea paleal, U: Umbo Tomado de Mollusc Ireland (<http://www.habitas.org.uk/molluscireland/species.asp?ID=76>) y de Harzhauser & Mandic, 2010.

Aunque en Europa, existen numerosos estudios sobre la taxonomía de los dreisénidos, en Norteamérica no se prestó atención a este aspecto hasta el descubrimiento de las dos especies invasoras en los Grandes Lagos (Mackie y Schloesser, 1996). Además de las dos

especies de dreisénidos exóticos existe una especie nativa del Golfo de México, *Mytilopsis leucophaeata*, la cual también ha sido introducida en diferentes regiones de América y Europa por medio de agua de lastre y el transporte de ostiones (Kennedy, 2010). De la misma manera que los mejillones exóticos, se trata de una especie bioincrustante que ha provocado diversos impactos negativos en otras regiones (Therriault *et al.*, 2004). Las tres especies de la familia Dreissenidae en Norteamérica presentan diferencias morfológicas en la parte interna y externa de la concha (Pathy & Mackie, 1993), rasgos fácilmente observables que permiten distinguirlos y que se indican en la Tabla 1.

Tabla 1. Resumen de las características diagnósticas de la concha de los dreisénidos de Norteamérica. Tomado de Mackie y Schloesser (1996).			
Características	<i>Dreissena polymorpha</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	<i>Mytilopsis leucophaeata</i>
<i>Exterior</i>			
Forma, color	Mitiliforme, patrón de bandas oscuras y claras	Mitiliforme, bandas, colores claros, blanco en aguas profundas	Mitiliforme, algunos con bandas, todos negros u oscuros
Margen ventral	Cresta ventro-lateral arqueada, aplanada	Cresta ventro-lateral convexa, redonda	Cresta ventro-lateral, convexa, redonda
Margen dorsal	Redondo	Redonda, normalmente con forma alada	Aplanado
Umbo	Puntiagudo	Puntiagudo	Redondeado
Margen posterior	Ventro-posteriormente angulado	Ventro-posteriormente redondeado	Ventro-posteriormente redondeado
<i>Interior</i>			
Mióforo	Amplio y bien desarrollado	Amplio y bien desarrollado	Estrecho y bien desarrollado
Apófisis	Ausente	Ausente	Presente
Posición de AAMS y ABRMS	Ambos en la placa del mióforo	Ambos en la placa del mióforo	AAMS en el mióforo, ABRMS en apófisis
Línea paleal	Entero, redondeado	Entero, redondeado	Indentada posteriormente como en el seno palial
AAMS: cicatriz del músculo aductor anterior (siglas en inglés).			
ABRMS: cicatriz del músculo anterior retractor bisal (siglas en inglés).			

A pesar de esto la diferenciación morfológica de *D. polymorpha* y *D. bugensis* no es exacta, pudiendo fallar hasta un 25% de las asignaciones, dependiendo de la experiencia del investigador (Beggel *et al.*, 2015; Voroshilova, 2016). Otro factor que puede afectar la identificación es la alta variabilidad intraespecífica de las características morfológicas y

patrones de coloración (Voroshilova *et al.*, 2010; Zieritz *et al.*, 2012). A este respecto, May & Marsden (1992), remarcaron que la principal característica morfológica para la identificación de los adultos de ambas especies es la pronunciación de las crestas dorsal y ventral del organismo (Fig. 5). Siguiendo esta idea, Teubner *et al.* (2016) desarrollaron un nuevo método morfológico para la diferenciación de ambas especies, con el cual lograron identificar el 96% de los organismos. La falta de certidumbre para identificar dreisénidos invasores, ha puesto de manifiesto la necesidad de desarrollar métodos genéticos para elaborar diagnósticos más exactos. Considerando lo anterior, se ha sugerido que las identificaciones morfológicas de los dreisénidos deberían ser sistemáticamente verificadas por un método genético (Beggel *et al.*, 2015).



Figura 5. Diferenciación morfológica de mejillón zebra (Izquierda) y quagga (Derecha) por pronunciación de las crestas. Tomado de Teubner *et al.* (2016).

Para la comparación genética de los mejillones cebra y quagga se han utilizado secuencias de DNA mitocondrial como COI (Baldwin *et al.*, 1996; Quaglia *et al.*, 2008; Grigorovich *et al.*, 2008b; Schonenberg & Gittenberger 2008), citocromo b (Stepien *et al.*, 2005), 16S rRNA (Stepien *et al.*, 1999; Grigorovich *et al.*, 2008a), o 28S rDNA (Hoy *et al.*, 2010). Adicionalmente, se ha desarrollado un conjunto de primers mitocondriales (16S y COI), con los cuales se logra determinar, por medio de PCR multiplex en tiempo real, si las muestras de plancton contienen larvas de mejillón cebra o quagga y estimar su abundancia (Ram *et al.*, 2011).

4. Estatus

4.1 *Dreissena polymorpha*

Clasificación de riesgo (IUCN lista roja): Preocupación Menor.

Justificación: La distribución de esta especie es amplia y las poblaciones son abundantes a lo largo de sus áreas nativa e introducida. Está considerada como una especie altamente invasora y por lo tanto es poco probable que sus poblaciones se vean afectados por las amenazas principales.

Área de distribución natural:

Bulgaria, Georgia, Kazajistán, Rumania, Federación de Rusia, Turkmenistán, Ucrania y Uzbekistán.

Área de distribución en donde ha sido Introducida:

Afganistán, Albania, Andorra, Armenia, Austria, Azerbaiyán, Bielorrusia, Bélgica, Bosnia y Herzegovina, Canadá (Ontario y Manitoba), China (Xinjiang), Croacia, Dinamarca, Estonia, Islas Faroe, Francia, Alemania, Grecia, Hungría, India (Jammu-Cachemira), Italia, Kirguistán, Letonia, Lituania, Luxemburgo, Moldova, Países Bajos, Pakistán, Polonia, Portugal, Serbia (Serbia), Eslovaquia, España, Suecia, Suiza, Tayikistán, Turquía (Turquía-en-Asia - nativo, Turquía-en-Europa - introducido), Reino Unido (Gran Bretaña, Irlanda del Norte) y Estados Unidos (Texas, Kansas, Tennessee, Kentucky, Pennsylvania, Nueva York, Ohio, Toronto, Michigan, Wisconsin, Minnesota).

4.2 *Dreissena bugensis*

Clasificación de riesgo (IUCN lista roja): Preocupación Menor.

Justificación: Esta especie ha sido evaluada como de preocupación menor, debido a su amplia distribución y por ser altamente invasora.

La especie es tolerante a diversos estresores ambientales lo que le ha permitido sobrevivir en una gran variedad de hábitats. Se considera una de las principales especies invasoras en los sistemas de agua dulce de Europa y Norteamérica, y está amenazando a la fauna nativa

en estas regiones. Sus poblaciones son abundantes y se extienden a lo largo de sus áreas de distribución nativa e introducida.

Área de distribución natural: Azerbaiyán, Irán, Kazajistán, Federación Rusa, Turkmenistán y Ucrania (Fig. 6).

Área de distribución en donde ha sido Introducida: Canadá (Ontario), Países Bajos, Estados Unidos (Arizona, California, Colorado, Michigan, Missouri, Nevada, Nueva York, Ohio, Pennsylvania, Ohio, San Diego, Phoenix) y México (Tijuana).

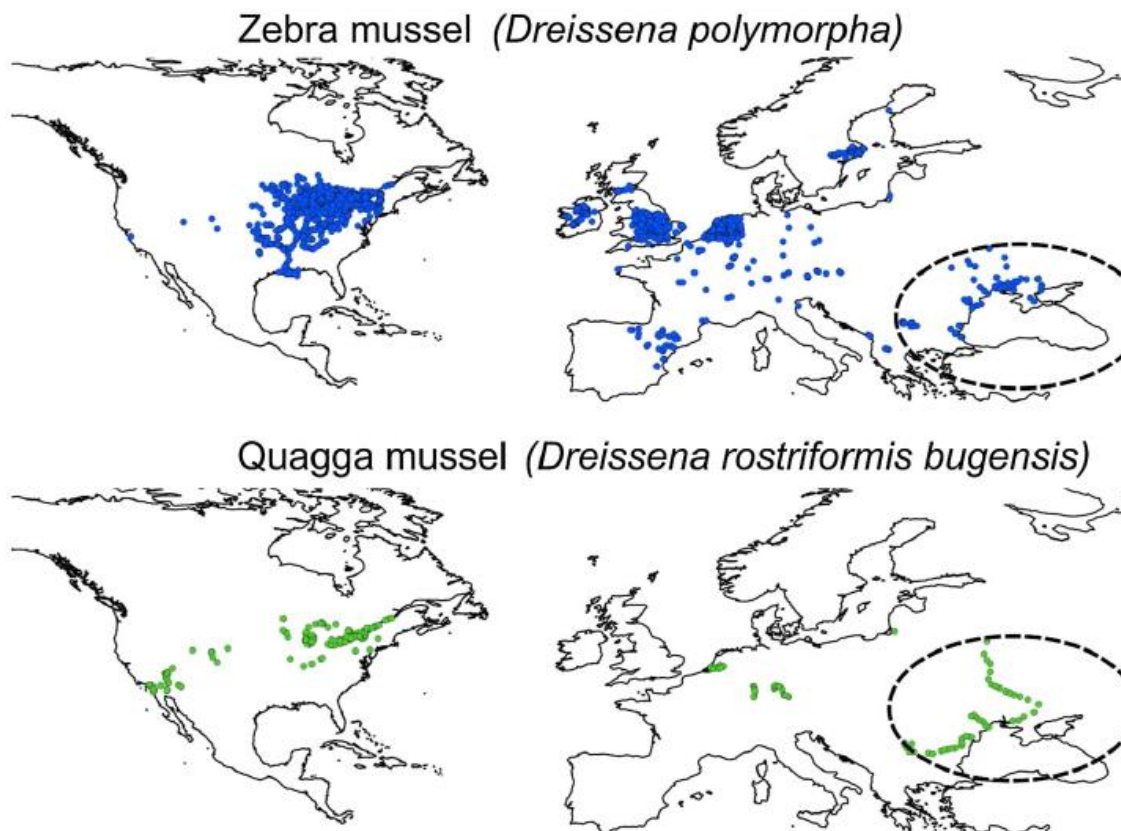


Figura 6. Localización del mejillón cebra y quagga. Puntos de presencia extraídos de GBIF (www.gbif.org) y US Geological Survey (usgs.gov). La elipse punteada encierra el área nativa de cada especie. Imagen tomada de Quinn *et al.*, (2013).

5. Biología y ecología

Los mejillones cebras son moluscos bivalvos que viven en lagos y otros cuerpos de agua en los cuales pueden alimentarse filtrando el fitoplancton y sedimentos orgánicos del agua (Neves & Widlak, 1987). Pueden adherirse a superficies sólidas presentes en el fondo usando sus hilos bisales, igualmente se pueden adherir a sustratos flotantes por medio del biso y así transportarse por grandes distancias río abajo (McMahon, 1991). Dentro de la amplia gama de sustratos a los que se pueden adherir se encuentran las conchas de otros individuos de su misma especie, o de otras especies de moluscos, lo que les permite formar conglomerados de individuos (Fig. 7). A pesar de que en estos conglomerados se suele presentar una intensa competencia por alimento y espacio, los dreisénidos son capaces de mantener un crecimiento acelerado. Este rápido crecimiento y la competencia entre ellos y con las especies nativas incrementan la probabilidad que los individuos encuentren una mejor posición en el sustrato, donde tendrán mayor disponibilidad de alimento y oxígeno (Mackie *et al.*, 1989).



Figura 7. Mejillones cebras colonizando a un mejillón nativo. Tomado de la Universidad de Minnesota. <https://twin-cities.umn.edu/news-events/umn-launches-research-help-reduce-zebra-mussel-spread>

De igual forma los mejillones quagga muestran una gran capacidad de filtración y también son capaces de adherirse a diversos sustratos incluyendo otros mejillones. Sin embargo, la capacidad de los mejillones quagga para habitar a mayores profundidades, como en el caso de América del Norte (Mills *et al.*, 1999), y en zonas litorales como en Ucrania (Mills *et al.*,

1996), indican una tolerancia diferente a la temperatura y presión, así como una distinta eficacia para alimentarse, en comparación con el mejillón cebra. En efecto, los mejillones quagga pueden establecerse, crecer y reproducirse a una mayor profundidad y presentan rangos de tolerancia a la temperatura más amplios (Roe & MacIsaac 1997; Claxton & Mackie 1998; Martel *et al.*, 2001).

5.1 Distribución

Los mejillones *D. polymorpha* y *D. bugensis* son originarios de la región Ponto-Caspiana (Ricciardi & MacIsaac, 2000). El mejillón cebra es nativo de los mares Negro, Caspio y Azov y del río Ural y gracias a sus características inherentes de invasividad, este mejillón se esparció rápidamente en los últimos 200 años en los principales cuerpos de agua de Europa, por una desafortunada combinación de mecanismos de dispersión natural y antropogénica (Rajagopal *et al.*, 2009). El factor antropogénico en este caso está relacionado con las grandes construcciones de sistemas de canales en Dinamarca, Finlandia, Irlanda, Suecia, Italia, Gran Bretaña y la parte oeste de Europa, excepto en algunos países como Noruega, Islandia y Portugal (Lori & Cianfanelli, 2006; Cianfanelli *et al.*, 2007). En la Fig. 8 se muestra la dispersión histórica del mejillón cebra en Europa a partir de su rango de distribución nativo. Por otra parte, la expansión masiva de los mejillones, en los últimos 100 años, es atribuida a los mecanismos de dispersión mediados por los humanos, principalmente pesca deportiva (Kinzelbach, 1992; Morton, 1993). Con el tiempo sus poblaciones se dispersaron al mar Báltico de donde llegaron a finales de 1986 al lago Saint Clair probablemente como resultado de la descarga de agua de lastre (Herbert *et al.*, 1989; Ricciardi & MacIsaac, 2000; Stepien *et al.*, 2002; Astanei *et al.*, 2005). El mejillón cebra se descubrió por primera vez en los Grandes Lagos en el lago St. Clair en junio de 1988. Como resultado de vectores de dispersión con influencia humana, en los siguientes años se produjo el transporte intra e inter-cuencas del mejillón cebra a lo largo de la mayor parte de Norteamérica. El mejillón cebra se extendió rápida y ampliamente desde el sur de Canadá hasta Louisiana y de Nueva York a Oklahoma. El primer traslado del mejillón más allá de la cuenca de los Grandes Lagos

fue en 1991 cuando el mejillón cruzó el estado de Nueva York a través del canal Erie y el río Mohawk hasta alcanzar el río Hudson. A fines de 1993, las aguas de EE. UU. infestadas de mejillones cebra incluían todas las orillas de los lagos St. Clair, Erie y Ontario; la mayor parte de las orillas de los lagos Michigan y Huron; el puerto Duluth-Superior en el oeste del Lago Superior; todo o parte de los ríos Arkansas, Calumet, Chicago, Cumberland, Des Plaines, Detroit, Genesee, Hudson, Illinois, Mississippi, Mohawk, Niagara, Ohio, Oswego, St. Lawrence, Susquehanna y Tennessee; el canal Erie; la vía marítima de St. Lawrence; tres de los lagos Finger; la bahía de Saginaw y el Lago Champlain. A partir del 2000 se empezó a desplazar hacia el centro de los EE. UU. (Kansas en 2001, Nebraska en 2006 y Colorado en 2007) y en el 2008 fueron localizados en el oeste de los EE. UU. (California en 2008), en el 2009 se localizaron en Texas y más recientemente en otros estados del norte (Dakota norte y sur y Montana) (Benson *et al.*, 2019a).

La expansión del rango del mejillón cebra en Canadá, aunque inicialmente fue rápida, no ha sido tan dramática como la de los Estados Unidos. Desde su descubrimiento en el lago St. Clair en 1988, los mejillones se han diseminado a lo largo de los lagos St. Clair, Erie y Ontario, en el este del Lago Huron; el río St. Lawrence; el canal de Welland; Bahía Georgiana; los lagos Kawartha (interconectados a los Grandes Lagos); los lagos Muskoka (transporte terrestre); el sistema del canal Rideau; y porciones del río Ottawa. Hasta hace algunos años, todos los avistamientos de mejillones cebra canadienses han sido dentro de los Grandes Lagos-cuenca del río St. Lawrence, pero en años recientes expandieron su rango y se localizaron en Montreal (río Quebec) y en Winnipeg (lago Winnipeg y lago Cedar) (Benson *et al.*, 2019a) (Fig. 9). Con el transcurso del tiempo los mejillones se fueron adaptando a diferentes condiciones de flujo de agua, temperatura y otros factores fisicoquímicos para alcanzar la cuenca del Mississippi, logrando no solo sobrevivir sino expandir su área de distribución de una manera sumamente rápida. Desde entonces se han dispersado de manera importante en algunos estados de Canadá y gran parte de los Estados Unidos, incluyendo localidades cercanas a la frontera con México en el sur de Texas (Lago Texoma, Lago Waco, Lago Lavon) (Drake & Bossenbroek, 2004; Olson, 2016).

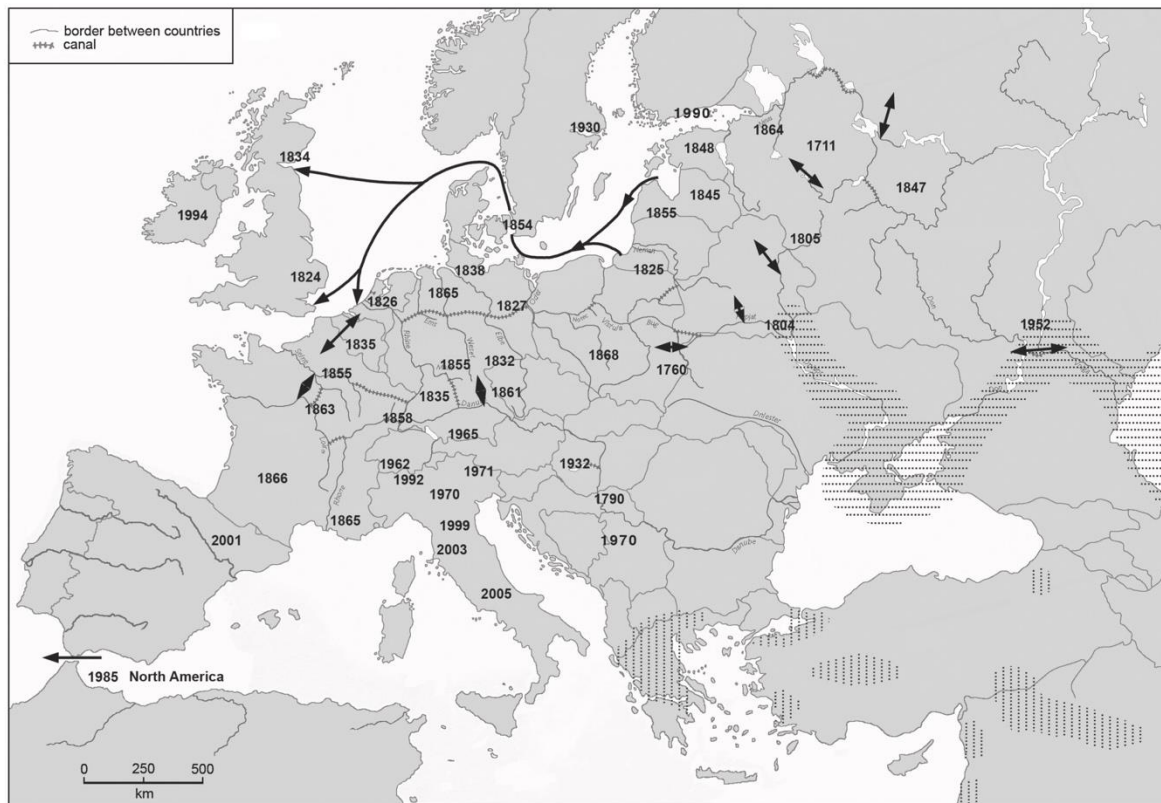


Figura 8. Expansión de la distribución de *Dreissena polymorpha* en Europa (adaptada de Kinzelbach, 1992). Se señalan las fechas del primer registro o el año de la primera publicación en caso de que no se haya indicado la fecha de recolección. Área punteada horizontalmente: área de distribución original de *D. polymorpha*. Áreas punteadas verticalmente: área de coexistencia con otros taxa que incluyen otras subespecies de *D. polymorpha* y otras especies de *Dreissena* (tomado de van der Velde *et al.*, 2010).

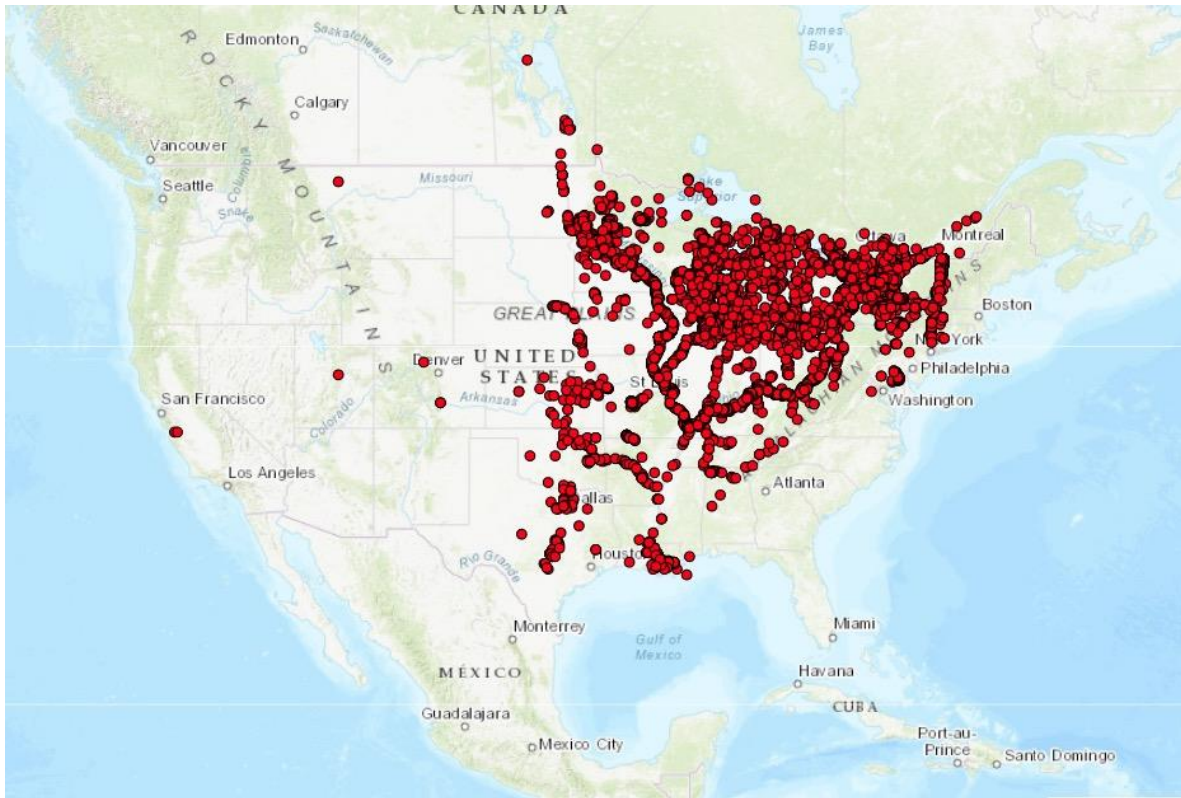


Figura 9. Distribución actual del mejillón cebra en Norteamérica. (Tomado de Benson *et al.*, 2019a)

Mientras que las poblaciones invasoras del mejillón quagga en Norteamérica se originaron de las poblaciones nativas de los estuarios de los ríos Southern Bug y del río Dniéper de Ucrania y el Mar Caspio (Spidle *et al.*, 1994; Rosenberg & Ludyanskiy, 1994; Marsden *et al.*, 1996; Benson *et al.*, 2019b). De la misma manera, la construcción de canales también influyó para que la especie *D. bugensis* se dispersara rápidamente en Europa (Benson *et al.*, 2019b). Sin embargo, el mejillón quagga no se dispersó de inmediato; hubo un tiempo de postergación de 40 años para que este fuera capaz de llegar al Mar Negro (Orlova *et al.*, 2005). Lamentablemente, una vez que el mejillón quagga se estableció en los mares Negro y Caspio, este fue trasladado de Europa a los Estados Unidos a través del agua de lastre, (Cohen & Weinstein, 1998). En la Fig. 10 se muestra la dispersión histórica del mejillón quagga en Europa a partir de su rango de distribución nativo. La extensión del mejillón quagga en un principio fue menor restringiéndose al Noreste de los EE. UU. La primera vez que se avistó en los Grandes Lagos fue en septiembre de 1989 cerca del puerto Colborne del Lago Erie, en donde desplazó al mejillón cebra en varios sitios dentro del lago (Riessen

et al., 1993; Benson *et al.*, 2019b). Después se dispersó al lago Ontario y el río St. Lawrence, y en algunos otros lagos en la cuenca de los Grandes Lagos (incluyendo los lagos Cayuga y Seneca), se reportó recientemente en el puerto de Duluth en el extremo occidental del lago Superior y ha sido reportado en un sitio en el río Mississippi, aunque no está claro si se ha establecido allí (Mills *et al.*, 1996). Esta localización se mantuvo por varios años, hasta que en el 2003 y 2004 se empezó a desplazar hacia el centro de los EE. UU. (Indiana, Kentucky, Minesota) y más tarde en el 2007 fue detectado más allá de la divisoria continental (Meridiano 100) estableciéndose en el Lago Mead, Lago Mohave y el Lago Havasu, los cuales se encuentran en la frontera de Nevada, California y Arizona. Ya que el Lago Mead sirve como presa en la parte baja del río Colorado, que provee de agua al sur de California, sur de Nevada y Arizona permitió su rápida expansión en estos estados (California, Colorado, Nevada y Arizona). Un año después, fue descubierto el mejillón cebra en la Reserva San Justo en el centro de California (Benson *et al.*, 2010). Recientemente se han reportado pequeñas poblaciones localizadas en el estado de Baja California en México (Wakida-Kusunoki *et al.*, 2015). Más recientemente fueron detectados en Dakota del Sur (2014) y Montana (2016) (Fig. 11). Dondequiera que coexisten los dos mejillones, el quagga ha tendido a dominar (Nalepa, 2010).



Figura 10. Expansión de la distribución de *Dreissena rostriformis bugensis* en Europa. Se señalan las fechas del primer registro o el año de la primera publicación en caso de que no se haya indicado la fecha de recolección. Se muestra la distribución original en un círculo. (Tomado de van der Velde *et al.*, 2010).

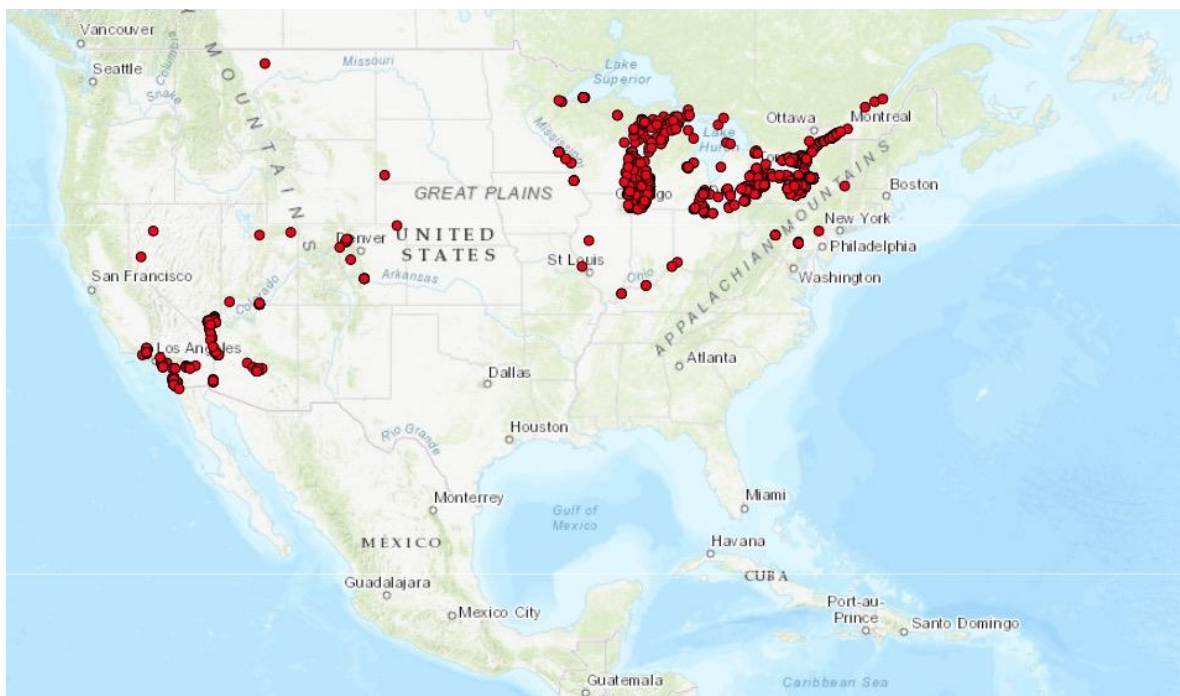


Figura 11. Distribución actual del mejillón quagga en Norteamérica. Tomado de Benson *et al.* (2019b).

Con base en los datos de temperatura atmosférica y de las aguas superficiales, se ha sugerido que los mejillones pueden en última instancia infestar la mayor parte de los cuerpos de agua de Norteamérica, el sur del centro de Canadá, el norte del Panhandle de Florida, y desde el Atlántico hasta el Pacífico (O'Neill, 1994).

Varios estudios genéticos han demostrado la existencia de heterogeneidad entre poblaciones invasoras y nativas de *D. polymorpha*, sugiriendo un gran tamaño de la población fundadora y/o múltiples eventos de introducción (Stepien *et al.*, 2005; Brown & Stepien, 2010; Therriault *et al.*, 2012). En contraste, otros estudios revelan que no existen grandes diferencias genéticas entre las poblaciones nativas e invasoras del *D. bugensis*, lo que se ha atribuido al rápido crecimiento de la población fundadora original, introducciones múltiples & frecuentes en un corto periodo de tiempo, o la combinación de estos mecanismos (Wilson *et al.*, 1999; Therriault *et al.*, 2005; 2012).

5.2 Habitat

Es común encontrar estos bivalvos invasores en ríos, lagos, canales y estuarios adheridos a rocas, conchas o plantas acuáticas (Pollux *et al.*, 2010). En muchas ocasiones los granos de arena y el lodo floculan pudiéndose encontrar en un estado agregado convirtiéndose en un sustrato perfecto para la fijación del mejillón, como se ha observado en algunos lagos de los Estados Unidos (Beekey *et al.*, 2004). A diferencia del mejillón cebra, el quagga posee una gama más amplia de sustratos a los cuales se puede fijar, considerándose como una potencial ventaja adaptativa (Peyer *et al.*, 2011). De hecho, es frecuente que el mejillón quagga se encuentre colonizando grava y guijarros, mientras que mejillón cebra prefiere adherirse a plantas sumergidas en el agua, las cuales pueden enredarse en las embarcaciones, lo que explica porque este último ha sido dispersado con mayor rapidez (Diggins *et al.*, 2004). No obstante, al hacer una comparación entre estas dos especies, el mejillón cebra parece ser el colonizador más exitoso de los dos, ya que el número de cuerpos de agua que ha colonizado es 17 veces mayor que el número de los cuerpos de agua colonizados por el mejillón quagga (Karatayev *et al.*, 2015).

Así como la distribución de los mejillones adultos dentro de un cuerpo de agua es atribuida a diferentes componentes, la variación en la distribución vertical de las larvas velígeras se atribuye a diferentes factores, como la turbidez, la temperatura y salinidad, entre otros. En este mismo sentido, Martel (1993) demostró que el viento juega un papel primordial en la formación de agrupaciones de larvas velígeras, esto debido principalmente a que las corrientes impulsadas por el viento tienen una influencia fundamental en la distribución vertical de las larvas. A este respecto, se observó que a velocidades menores a 8 km/h el 64% de la población se situaba entre los 4 y 6 m, mientras que cuando las corrientes no eran impulsadas por los vientos, las velígeras podían ser encontradas a mayor profundidad en la columna de agua. La profundidad en la que se encuentra una mayor cantidad de velígeras varía entre 3 y 7 m, pero el máximo que pueden llegar a alcanzar es de 11 a 12 metros (Mackie *et al.*, 1989). No obstante, pocas larvas se encuentran por debajo de la termoclina en cuerpos de agua estratificados (Smylie, 1994).

5.3 Reproducción y ciclo de vida

El mejillón cebra logra alcanzar su madurez sexual durante el primer o segundo año de vida y su longevidad llega a ser de 5 – 6 años (McMahon, 1991). Alcanzan tamaños de valvas de 8-10 mm, antes de finalizar su primer año de vida (O'Neill, 1996), no obstante, se han citado casos de madurez sexual en ejemplares con tallas de 3.5 a 5 mm dependiendo de la densidad poblacional y de la tasa de crecimiento de la población, pero la talla final será dependiente en primera instancia de la productividad primaria y de la temperatura presente en el hábitat (McMahon, 1991). Los adultos presentan sexos separados y normalmente la proporción sexual es de 1:1, aunque se ha sugerido la posibilidad de que existan ejemplares hermafroditas (Ludyanskiy *et al.*, 1993). Alcanzada la madurez sexual, los adultos liberan ovocitos y espermatozoides al medio, produciéndose la fertilización externa. Los mejillones desovan al ser estimulados por factores ambientales como la densidad de alimento, la interacción con los mejillones vecinos y la temperatura, pareciendo ser este último el desencadenante más importante (Stanczykowska, 1977; Ram

et al., 1996a). El rango de temperatura óptima para el desove es de 12 a 14°C, mientras que en climas templados los picos de desove suelen ocurrir entre los 15 y 17°C durante el inicio del verano (Claudi & Mackie, 1994). En un intervalo de temperatura de 12 a 24 °C, los huevos pueden ser fertilizados de 2.5 a 4.75 horas después de haber sido liberados. A pesar de esto, la fertilización casi siempre está asegurada ya que el espermatozoide mantiene su motilidad hasta por 22 horas (Sprung, 1993). El desove de los mejillones por lo general está perfectamente coordinado con los florecimientos de fitoplancton, lo que incrementa la supervivencia de las larvas planctónicas hasta la etapa del establecimiento (Ram *et al.*, 1996a). Se ha demostrado experimentalmente mediante la estimulación con extractos de microalgas que estos florecimientos actúan como señales químicas para que ocurra el desove (Walz, 1978; Starr *et al.*, 1990; Ram *et al.*, 1992). Generalmente pueden llegar a tener uno o más eventos reproductivos por año (Walz, 1978; Borcharding, 1991; Wang & Denson, 1995; Jantz & Neuman, 1998; Bacchetta *et al.*, 2001). Este aspecto en conjunto con su fecundidad explica su éxito en el establecimiento de grandes poblaciones. En efecto, la fecundidad que normalmente presentan los mejillones cebras es de 30,000 a 40,000 huevos por hembra, aunque esto puede variar (McMahon, 1991). A este respecto, Miller *et al.*, (1992) mencionan que las hembras maduras pueden producir entre 4,000 y un millón de óvulos fecundables por año. El tamaño de los huevecillos y larvas recién eclosionadas varía de 40 a 70 micras, pero las larvas tardías logran alcanzar de 180 a 290 micras, antes de poder adherirse al sustrato para su posterior metamorfosis (McMahon, 1991). De esta manera se delimita claramente el ciclo biológico del mejillón cebra, presentando una fase planctónica en la columna de agua y la otra bentónica que se desarrolla sobre un sustrato (Fig. 12).

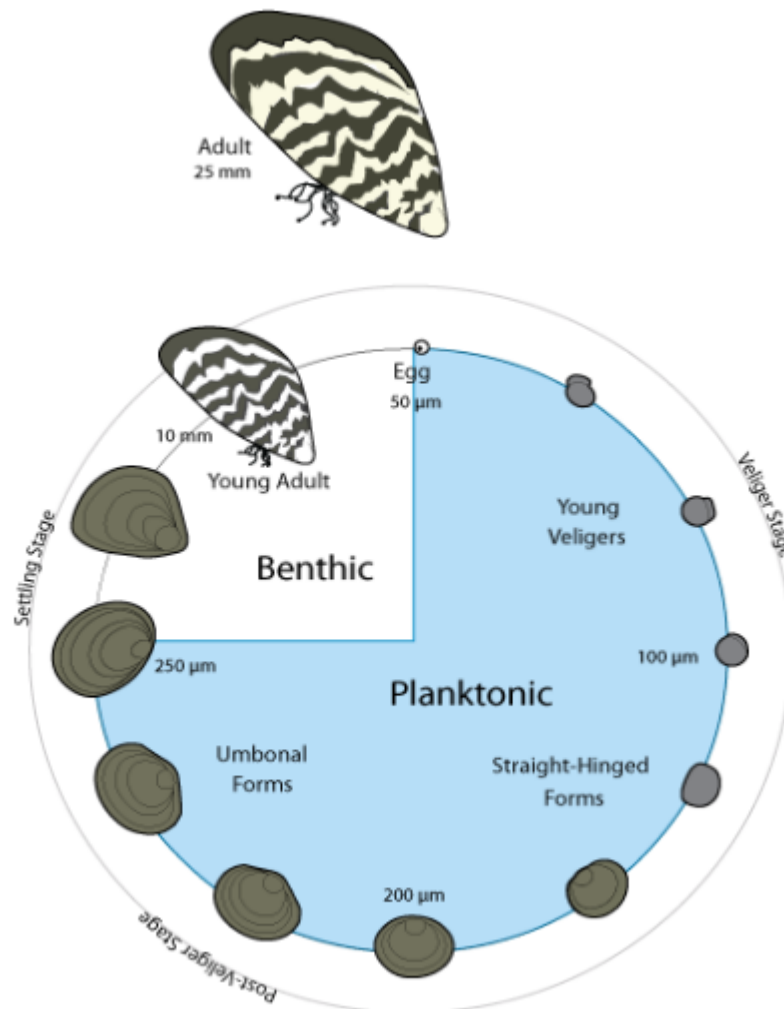


Figura 12. Fase planctónica y bentónica del mejillón cebra. Tomado de 100th Meridian Initiative. (<http://www.100thmeridian.org/>).

El desarrollo embrionario de los huevos fertilizados transcurre gracias a la energía proporcionada por el vitelo almacenado en el ovocito. Dependiendo de la temperatura del ambiente, el desarrollo embrionario puede durar de 6 horas hasta 5 días, concluyendo con la formación de una larva ciliada de vida libre llamada trocófora, la cual mide de 80 a 100µm. En esta etapa, las larvas carecen de la habilidad de filtrar, alimentándose aún del vitelo (Nichols, 1993; Palau *et al.*, 2004) (Fig. 13). La fase de trocófora es muy breve, por lo que rara vez se ha observado fuera de un laboratorio.

La duración de la etapa de vida libre dependerá de la temperatura del agua. Esta etapa dura aproximadamente de 3 a 5 semanas, periodo durante el cual las larvas trocóforas se transforman en larvas llamadas velígeras que se mueven con la corriente del cuerpo de agua (Keeyask Hydropower Limited Partnership, 2015) (Fig. 14). La principal característica que separa a los dreisénidos, de los demás bivalvos de agua dulce, es el desarrollo de una larva velígera, la cual es una etapa larvaria sólo conocida en bivalvos marinos. El resto de los bivalvos de agua dulce desarrollaron estrategias diferentes, que no implican la formación de esta fase larvaria, para no ser arrastrados por el flujo del agua (Ackerman *et al.*, 1994). Las larvas velígeras se caracterizan por el desarrollo de un *velum* o velo, un organelo ciliado utilizado para alimentarse y nadar (Boelman *et al.*, 1997). Se ha reportado que las densidades de velígeras están correlacionadas con la abundancia del fitoplancton (Hardege *et al.*, 1997).

Este estadio incluye la etapa de “forma en D”, la etapa umbonal y la etapa pedivelígera (Fig. 13) (Bobat *et al.*, 2004). Las larvas velígeras secretan desde sus glándulas una concha ornamentada con forma de D. Estas larvas están equipadas para alimentarse de microalgas que son filtradas por el velo (Nichols, 1993). La siguiente etapa ocurre de 7 a 9 días después de la fertilización cuando es secretada, mediante el tejido del manto, una concha más ornamentada con un umbo pronunciado. A esta etapa también se le conoce como umbonal o “veliconcha” y representa el último estadio que es completamente planctónico (Ackerman *et al.*, 1994).



Figura 13. Larva en “forma en D” (a), etapa umbonada (b) y etapa pedivelígera (c). Tomado de Bobat *et al.* (2004).

Conforme la larva umbonada crece, el velum se va transformando lentamente en un sifón, el pie se alarga y las branquias y algunos órganos comienzan a desarrollarse. Con la pérdida del velum y la adquisición de un pie, la larva entra en un estadio de establecimiento y a partir de entonces es conocida como pedivelígera (Bobat *et al.*, 2004). En esta fase al ser ya demasiado pesadas para mantenerse en la columna de agua, se hunden y secretan el biso para fijarse al sustrato (Palau *et al.*, 2004). Sin un sustrato adecuado, las pedivelígeras pueden retrasar su establecimiento y metamorfosis. El primer establecimiento comúnmente ocurre entre los 18 y 90 días después de la fertilización (Ackerman *et al.*, 1994; ANSIS, 2007). Los filamentos bisales le permitirán a la pedivelígera mantenerse fijada durante su transformación al estado plantígrado. El plantígrado es un estado larval sedentario en el cual las larvas miden menos de 500 μm y pueden alimentarse utilizando las branquias, que en este momento ocupan la mayor parte de la cavidad del manto, por lo que solamente se mueven con su pie. En poco tiempo, la metamorfosis provoca el cambio a un mejillón juvenil (ANSIS, 2007) (Fig. 14).

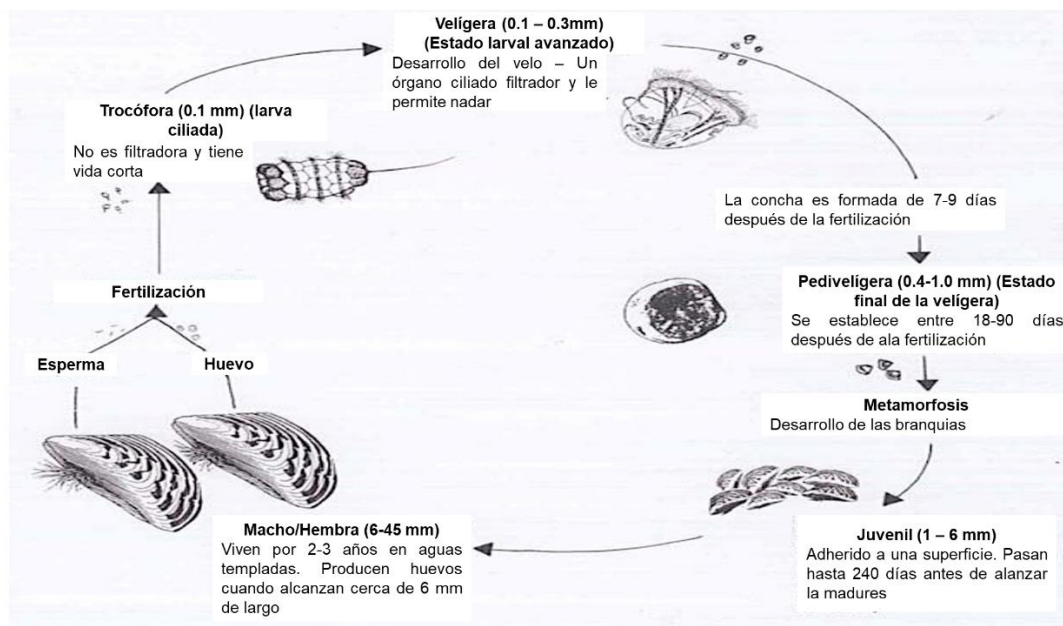


Figura 14. Resumen del ciclo de vida del mejillón cebra.

Durante la etapa de fijación los dreisénidos se vuelven vulnerables, por lo que es en esta etapa en la que se presenta una mayor tasa de mortalidad, usualmente del 90 al 99%, debido a que se adhieren a sustratos inadecuados, afectando así las abundancias poblacionales, independientemente de las emigraciones e inmigraciones en el estadio larvario (Benson *et al.*, 2019a). MacIsaac *et al.* (1991) sugieren que, si se contabilizan las migraciones, la mortalidad podría llegar a ser de un 70%, indicando que la tasa de mortalidad de larvas podría ser menor durante la colonización y luego se incrementaría cuando los adultos se establecen y comienzan a filtrar plancton en cantidades extraordinarias, incluyendo larvas de mejillones.

La fijación se da en extensas variedades de sustratos, los cuales tienen que estar sumergidos, ya que contrariamente a otros bivalvos son poco resistentes a la desecación. Estos sustratos incluyen rocas, macrófitas, moluscos nativos, crustáceos, muros de canales, diversos tipos de tuberías, pozos, bombas, muelles, embarcaciones e incluso otros mejillones (MacIsaac, 1996). Esta habilidad para colonizar tal variedad de sustratos les permite llevar a cabo una dispersión pasiva, adhiriéndose a botes, cascos de barcos, redes, boyas, animales y material flotante (incluyendo basura), lo que les permite trasladarse rápidamente, tal y como ocurrió en los Grandes Lagos y el río St. Lawrence de Norteamérica después de su introducción inicial (Ram & McMahon, 1996; Dalton & Cottrell, 2013).

El ciclo biológico del mejillón quagga es similar al del mejillón cebra, se trata de organismos dioicos y los reproductores, pueden llegar a producir millones de óvulos y de espermatozoides (Britton, 2007; Benson *et al.*, 2019b; Richter, 2008). La fecundación es externa (Benson *et al.*, 2019a) y pueden reproducirse durante todo el año, si la temperatura del agua se encuentra dentro del rango óptimo para su madurez sexual (Britton, 2007; Richter, 2008). La fertilización de los mejillones ocurre durante un par de días y las larvas velíferas derivan en la columna de agua durante 3-4 semanas, periodo durante el cual desarrollan sus conchas y se alimentan usando cilios del velo (Benson *et al.*, 2019b).

Bajo condiciones de laboratorio se han observado híbridos entre ambas especies, pero únicamente sobreviven hasta la etapa en forma de D (Nichols & Black, 1994). Se ha sugerido que ocurre hibridación de forma natural, pero los estudios de campo no han logrado

evidenciar este fenómeno ya que sólo se ha detectado un organismo, sugiriendo que existen barreras biológicas que impiden la hibridación de los dreisénidos (Stepien *et al.*, 1999; Voroshilova *et al.*, 2010).

5.4 Alimentación (filtración)

La mayor parte del impacto ecológico de los mejillones cebra en los ecosistemas acuáticos depende de su tasa de filtración del fitoplancton, el cual es la base de las redes tróficas. Por esta razón, los mejillones son capaces de alterar la estructura de las comunidades y la función ecosistémica de los cuerpos de agua a través de su gran capacidad de filtración y la alimentación selectiva de seston natural (Fig. 15) (MacIsaac, 1996; Karatayev *et al.*, 1997). La selección de partículas se realiza por medio de los cilios en el ctenidium y los palpos labiales en la cavidad del manto de los músculos (Ten Winkel & Davids, 1982). Los mejillones cebra filtran un rango variable (0.7-1.2 μm) de partículas, siendo un mejor filtrador que otros bivalvos los que no pueden filtrar objetos menores de 3 μm (Sprung & Rose, 1988; Boelman *et al.*, 1997; Horgan & Mills 1997). Según Baldwin *et al.* (2002), a una temperatura óptima (10-20 °C), un mejillón cebra de 20 mm puede filtrar 100 ml de agua en una hora, de modo que un adulto podría llegar a filtrar hasta 2.5 litros diarios (Bunt *et al.*, 1993; Claudi & Mackie, 1994). En cambio, un solo ejemplar de quagga adulto puede solo filtrar un poco más de 1 litro/día, lo que evidencia la mayor capacidad de filtración del mejillón cebra (Benson *et al.*, 2019b). Aunque existen otros bivalvos con mayor capacidad de filtración, la importancia de los mejillones cebra no radica únicamente en su tasa de filtración individual, sino en las grandes densidades poblacionales que logran alcanzar. A este respecto, en Norteamérica, se han reportado densidades medias de mejillones adultos desde 43,000 individuos/m² en el lago St. Clair hasta aproximadamente 779,000 individuos/m² en el lago Erie, mientras que el promedio de densidades en los lagos europeos varía de 5,000 a 115,000 individuos/m² (Mackie *et al.*, 1989; Pathy, 1994). Para poner en perspectiva la enorme capacidad de filtración de los mejillones se ha estimado que una población de

18,000 individuos/m² podría filtrar 20 veces al día el volumen entero del Lago Dardanelle en Arkansas, que mide 13,600 ha (Benson *et al.*, 2010).

Las larvas de *D. polymorpha* ingieren pequeñas especies de plancton y los juveniles y adultos e incluso pueden filtrar etapas tempranas de velígeras (i.e. canibalismo) (MacIsaac *et al.*, 1991; 1995). A pesar de estar mejor adaptados para filtrar el fitoplancton; las bacterias, detritus y una gran variedad de zooplancton también forman parte de su dieta (Cotner *et al.*, 1995; Frischer *et al.*, 2000; Roditi *et al.*, 2000; Higgins & Vander Zanden, 2010). El proceso de filtración, al igual que en otros bivalvos, se produce por medio del sifón incurrente con el que los mejillones se alimentan, mientras que el material no deseado es desechado en forma de pseudoheces utilizando el mismo sifón incurrente, y el agua filtrada es expulsada por el sifón excurrente (Benson *et al.*, 2019a). La producción de pseudoheces se lleva a cabo para evitar la ingestión de material no alimenticio (por ejemplo, arcilla) y como un mecanismo para manejar la sobreabundancia de alimento, aunque también se ha postulado como un mecanismo para rechazar algas desagradables o tóxicas. Por otra parte, se ha reportado que algunas algas pueden pasar a través del tubo digestivo del mejillón cebra y sobrevivir a la ingestión, digestión y excreción fecal (Kotta & Møhlenberg, 2002). Con respecto al destino de algas vivas unidas a pseudoheces, Bastviken *et al.* (1998) señalan que el fitoplancton es resuspendido en la columna de agua y no se afecta su supervivencia. A pesar de la eficiencia de los mejillones para clarificar los cuerpos de agua, los materiales suspendidos, como las pseudoheces, se acumulan en el fondo, provocando que la tasa de acumulación exceda los procesos de sedimentación normales (Neuman & Jenner, 1992). El tamaño de las pseudoheces varía según el tamaño del mejillón y la velocidad de fijación (Dean, 1994).

Algunos factores reducen la tasa de filtración de estos mejillones, entre los que destacan la velocidad del flujo de agua y organismos con características disuasivas. A este respecto, el flujo del agua puede dañar la supervivencia y el crecimiento de los organismos filtradores y dependiendo de la especie y las condiciones ambientales, el incremento en la tasa de flujo normalmente intensifica la filtración hasta un máximo, después del cual ya no tiene un efecto sobre la filtración, principalmente porque otros procesos resultan inhibidos (Wildish

& Kristmanson 1985; Ackerman, 1999). Adicionalmente, los mejillones cebra pueden interrumpir o reducir las tasas de filtración (tasas de bombeo más lentas) y/o producir pseudoheces por encima de una concentración limitante de algas para mantener una tasa de consumo constante (Sprung & Rose, 1988; McMahon, 1996).

Aunque algunos estudios sugieren que no existe selectividad en la alimentación del mejillón cebra (Nicholls & Hopkins 1993, Horgan & Mills 1997), algunos autores sugieren que pueden ser filtradores selectivos (Dionisio-Pires *et al.*, 2004). Sin embargo, es menos claro cómo la alimentación selectiva de los mejillones cebra varía con los distintos grupos de fitoplancton en el medio natural. En contra de la teoría de la selectividad se ha observado que la calidad del alimento, definida por las concentraciones de ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga (PUFA), varía temporalmente en un lago, por lo que los mejillones cebra llegan a experimentar una alimentación de baja calidad (cianobacterias y clorofitas) en verano y una de mejor calidad (flagelados y diatomeas) en primavera y otoño (Goedkoop *et al.*, 2000). Por otra parte, la variación en la calidad y cantidad del seston afecta la tasa de filtración de bivalvos, ya sea de forma independiente o interconectada con las tasas de flujo (Wildish & Miyares, 1990). A favor de la teoría de la selectividad están los experimentos realizados en el Laboratorio de Investigación Ambiental de los Grandes Lagos (GLERL) en Ann Arbor, Michigan, cuyos investigadores utilizando agua del lago Erie han demostrado el rechazo de los mejillones cebra hacia el fitoplancton tóxico. En efecto, las cianobacterias resultan deterrentes para esta especie (Vanderploeg *et al.*, 2001).

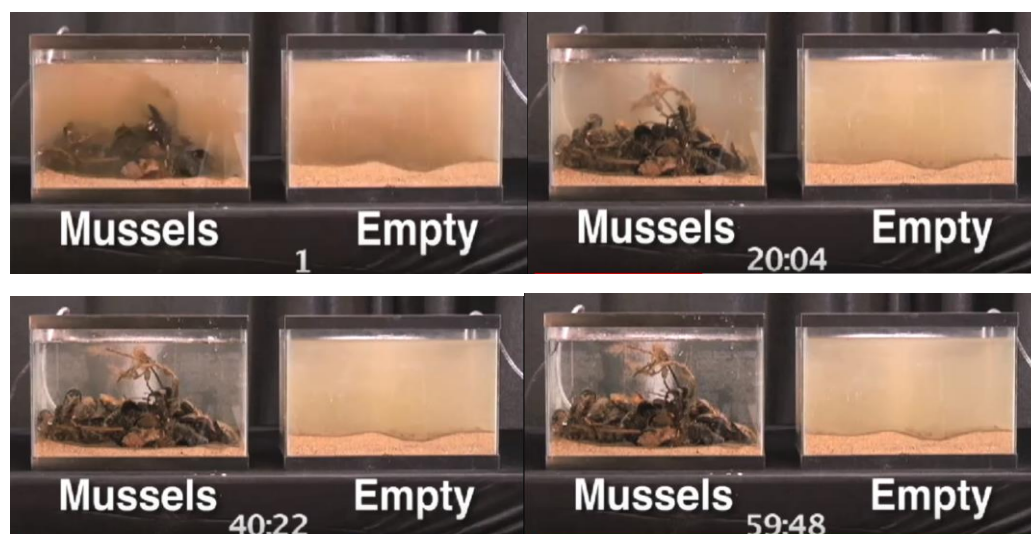


Figura 15. Potencial de filtración de mejillones. Video publicado por Eric Heupel en 2011 (<https://www.youtube.com/watch?v=iOc0AuHAtDM>).

5.5 Ecofisiología

La distribución de los mejillones dreisénidos se puede ver afectada por diferentes parámetros fisicoquímicos. Mackie & Claudi (2010) enlistaron 14 parámetros de calidad del agua que afectan el establecimiento de los mejillones cebra y quagga, considerando al calcio, el pH y la alcalinidad como los factores más críticos para el crecimiento de los mejillones.

La alcalinidad consiste en la cantidad de bicarbonato (HCO_3) y carbonato (CO_3) disueltos, indicando la disponibilidad de calcio en el agua y por último el pH determina la forma del dióxido de carbono y los carbonatos disponibles ($\text{CO}_2 + \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^-$). Valores de pH menores a 8.2 indican que el calcio se encontrará en forma de HCO_3 y mayores a 8.2 indican que el calcio se encontrará en forma de CO_3 (Pucherelli *et al.*, 2016). Como se detallará más adelante, en la sección de Análisis de Riesgo de Idoneidad Ambiental, los mejillones cebra y quagga presentan tolerancias diferentes para estos parámetros y otras condiciones ambientales.

A pesar de que los valores de calcio y pH pueden ser los mejores parámetros predictivos para la distribución de los dreisénidos, los mejillones también se ven influenciados por otros parámetros tales como, la profundidad, temperatura, salinidad, y oxígeno disuelto.

5.5.1 Mejillón cebra

Profundidad

Los mejillones cebra comúnmente se fijan en zonas moderadamente profundas (4-7 m) pero pueden colonizar sustratos en aguas menos o más profundas (Bially & MacIsaac, 2000). Sin embargo, esta especie, raramente se encuentra a profundidades mayores a los 50 m, principalmente debido a las bajas temperaturas y a la existencia de sedimentos más finos (Dermott & Munawar, 1993; Mills *et al.*, 1993). No obstante, se han encontrado en profundidades de hasta 60 m (Therriault *et al.*, 2004).

Temperatura

Su espectro de tolerancia térmica es muy amplio, ya que logran sobrevivir y crecer de manera abundante entre los 10 y 25 °C. Existen evidencias de que los mejillones cebra se han vuelto abundantes en aguas con temperaturas medias de invierno tan bajas como 6 °C, aunque mueren a temperaturas cercanas al punto de congelación (McMahon 1996; Stanczykowska & Lewandowski, 1993). Se necesitan temperaturas promedio en verano por encima de 6-12°C para sostener el crecimiento de los adultos (Stanczykowska, 1977, Baker *et al.*, 1993). Aunque otros estudios han reportado temperaturas de verano medias en el rango de 9 a 15 °C como los valores limitantes más bajos para la distribución potencial (Doll 1997; Sorba & Williamson 1997). Temperaturas entre 26 y 33 °C han sido reportadas como límite superior para la supervivencia a corto plazo de los adultos de mejillones cebra (Stanczykowska, 1977; Strayer, 1991; Baker *et al.*, 1993; Mills *et al.*, 1996; Cohen 2005) y de 35 °C para las larvas (Craft & Myrick, 2011), de acuerdo con datos de laboratorio y datos de campo. Sin embargo, los mejillones cebra que han invadido Norteamérica, presentan una tolerancia térmica superior que va de los 30 a los 32°C (Iwanyzki & McCauley, 1993; Matthews & McMahon, 1999; Garton *et al.*, 2014), con posibles variaciones según su ubicación latitudinal (Morse, 2009a). No obstante, se ha señalado que la mortalidad se incrementa con la temperatura, cuando esta supera los 28°C (MacIsaac, 1994a; Karatayev

et al., 2011). A este respecto se han observado mortalidades del 100% con exposiciones a 31, 32 o 35°C durante una semana, 100 horas o 24 horas, respectivamente (McMahon 1996; Elderkin & Klerks 2005). De aquí que varios estudios hayan utilizado temperaturas de verano medias en el rango de 30-32°C y temperaturas máximas de 31°C como los valores límite para la distribución potencial (Sorba & Williamson 1997; Cohen & Weinstein 1998). Las temperaturas dentro del rango de 14-28°C están relacionadas con las poblaciones muy densas de mejillones cebra (Wu *et al.*, 2010). Sin embargo, se han reportado colonizaciones importantes en el río Mississippi, en aguas que alcanzan temperaturas de hasta 30°C durante períodos prolongados del verano (Silverman *et al.*, 1995). No obstante, estos límites no son estrictos dado que son posibles pequeñas desviaciones como consecuencia de distintas condiciones de aclimatación (Palau *et al.*, 2004). A este respecto, McMahon & Ussery (1995) han demostrado que una previa aclimatación puede incrementar sustancialmente la tolerancia térmica de los mejillones cebra. Adicionalmente, el potencial adaptativo del mejillón no debe soslayarse, ya que a pesar de que las altas temperaturas del verano producen altas tasas de mortalidad, siempre existen individuos o pequeñas poblaciones que sobreviven y persisten en otoño (Churchill *et al.*, 2017). Las poblaciones térmicamente adaptadas podrían resultar de esta presión selectiva, mejorando su tolerancia térmica superior, como lo sugieren diversos estudios que señalan que las poblaciones del sur de Estados Unidos se están adaptando a las altas temperaturas (Elderkin & Klerks 2005; Morse, 2009a; Boeckman & Bidwell 2014).

Por otra parte, la mayoría de los estudios reportan que se necesitan temperaturas superiores a 12 °C para el desove, aunque se han reportado desoves limitados a 10 °C (Borcherding 1991; Sprung 1993; McMahon 1996).

Salinidad

Los mejillones cebra pueden soportar salinidades de hasta 4‰ y sobrevivir a salinidades de 10-14‰, lo que los convierte en colonizadores potenciales de innumerables cuerpos de agua, incluyendo localidades próximas a la costa (Cia-Abaurre, 2008). Esto ha sido evidenciado por las poblaciones registradas en el medio natural a diferentes salinidades.

Así, se ha reportado que los mejillones cebra habitan a una salinidad media de 0.6‰ en los estuarios holandeses, hasta cerca de 1‰ en el este del Golfo de Riga y cerca de 2‰ en el extremo oriental del Golfo de Finlandia y en los estuarios que bordean el Mar Negro. Por otra parte, se han localizado poblaciones en el estuario de Vístula en aguas con salinidades de hasta 4.8‰, así como en el canal de Kiel en salinidades de 3.8 y 6.2‰. Mientras que en el estuario del Dnieper-Bug se han encontrado poblaciones en salinidades de hasta 7.6‰, y son abundantes en el norte del Mar Caspio a salinidades de 6-9‰, pero no a 13‰. Se reporta que existieron poblaciones abundantes en todo el Mar de Aral a salinidades de 10‰, pero las desviaciones de agua elevaron la salinidad del mar y las poblaciones empezaron a declinar alrededor de 12‰ y casi habían desaparecido a 14‰ (Strayer & Smith 1993; Mills *et al.*, 1996). En América del Norte se han recolectado mejillones cebra en el estuario del río Hudson en sitios con salinidades máximas de hasta 6‰ (Baker *et al.*, 1993). Los estudios de laboratorio llevados a cabo a diferentes temperaturas y utilizando diferentes procedimientos de aclimatación han reportado una variedad de límites letales que van desde 1.6 a 10-12 ‰ (Mills *et al.*, 1996; Cohen 2005). Considerando lo anterior, los límites de salinidad reportados para los mejillones cebra varían ampliamente y pueden depender tanto de la velocidad a la que cambia la salinidad, como de la química del agua (especialmente de la relación de iones divalentes a monovalentes). Sin embargo, se ha argumentado que es posible que el contenido de cloro en lugar de la salinidad sea realmente el factor crítico (Strayer & Smith, 1993). La temperatura también afecta la tolerancia a la salinidad, ya que muestran una mayor tolerancia en aguas más frías, y se ha comprobado que la tolerancia puede variar entre las poblaciones (Baker *et al.*, 1993). Diferentes estudios han utilizado o recomendado valores limitantes que oscilan entre 2 y 10‰ para evaluar la distribución potencial de los mejillones cebra (Baker *et al.*, 1993; Strayer & Smith, 1993; Doll, 1997; Cohen & Weinstein, 1998).

Calcio

El calcio está considerado como el factor ambiental más importante, considerando su esencialidad para su desarrollo y supervivencia a largo plazo (Mackie & Claudi, 2010; Claudi & Prescott, 2011). Los dreisénidos tienen un requerimiento más alto de calcio que la mayoría de los mejillones de agua dulce, por lo que múltiples autores lo han utilizado como principal parámetro para clasificar la susceptibilidad de los cuerpos de agua a su invasión (Tabla 2) (Neary & Leach, 1992; Cohen & Weinstein, 1998; Whittier *et al.*, 2008; Wells *et al.*, 2010; Claudi & Prescott 2011; Quinn *et al.*, 2013). Efectivamente, las larvas de mejillón cebra requieren de altas concentraciones de calcio para formar sus conchas, ya que este elemento constituye aproximadamente el 40% (peso seco) de la concha, mientras que los adultos requieren menos para mantenerlas (Secor *et al.*, 1993). Así, por ejemplo, en los cuerpos de agua en donde es abundante el calcio como en el río Nelson, en donde los niveles de calcio suelen alcanzar y exceder los 24 mg/L, umbral que ha sido documentado como la concentración a partir de la cual alcanzan buen crecimiento, los niveles de infestación son sumamente altos (100,000 individuos/m²). Estas concentraciones de calcio son comunes en algunas localidades de las zonas templadas de América del Norte y Europa (Mackie & Claudi, 2010). No obstante, estos valores son variables y la concentración mínima de calcio para los mejillones cebra reportada por diferentes investigadores va desde 28 mg/L en un estudio de poblaciones establecidas en los lagos europeos a concentraciones de 12-15 mg/L ó menores, a partir de estudios de distribuciones en Norteamérica (Cohen & Weinstein, 2001). Por ejemplo, en una revisión sobre 70 lagos europeos, los mejillones cebra fueron reportados principalmente en lagos con niveles de calcio entre 20 y 40 mg/L y estuvieron ausentes en lagos con menos de 20 mg/L (Strayer, 1991), mientras que en otro estudio sobre 76 lagos europeos se encontraron mejillones cebra sólo en cuerpos de agua con al menos 28.3 mg/L de calcio (Ramcharan *et al.*, 1992). En contraste, en América del Norte se han reportado mejillones cebra en varios sitios con concentraciones de calcio de 12 a 19 mg/L (Mellina & Rasmussen 1994; Cusson & Lafontaine 1997; Jones & Ricciardi 2005), y en algunos casos a concentraciones de calcio tan bajas como 4-6 mg/L (Cohen & Weinstein 2001). Con base en estos datos, los investigadores generalmente han utilizado o recomendado el uso de concentraciones mínimas de 12-15 mg/L de calcio, y a veces

concentraciones más bajas, para evaluar la distribución potencial de los mejillones cebrá (Neary & Leach 1992; Baker *et al.*, 1993; McMahon, 1996). Sin embargo, los registros con niveles de calcio más bajos probablemente representan determinaciones erróneas, datos de calcio limitados o inexactos, o poblaciones no reproductivas reclutadas de poblaciones establecidas aguas arriba en aguas con concentraciones de calcio ideales (Cohen & Weinstein, 2001).

Tabla 2. Rango de preferencia del mejillón cebrá para distintos parámetros fisicoquímicos del agua. Modificado de O'Neill (1996) y Claudi & Mackie (1994).

Variable	Condiciones de colonización y crecimiento potenciales					
	Nulas	Muy bajas	Bajas	Medias	Altas	Óptimas
Calcio (mg/L)	5-6	<9	9-20	20-25	25-125	>125
Dureza total (mg CaCO ₃ /L)	0-22	<25	25-45	45-90	90-125	>125
pH	0-6.0	<6.5 >9.0	6.5-7.2 9.0	7.2-7.5 8.7-9.0	7.5-8.7	8.0 - 8.5
Temperatura (°C)	<2 >40	<8 >30	9-15 28-30	16-18 25-28	18-25	18-20
Oxígeno disuelto (mg/L)	Anoxia	<4	4-6	6-8	8-10	±100% saturación
Conductividad (µS/cm)	0-21	<22	22-36	37-82	83-110	>110
Velocidad del agua (m/s)		<0.07 >1.5	0.07-0.09 1.25-1.5	0.09-.1 1.0-1.25	0.1-1.0	

pH

Al utilizar los niveles de calcio para evaluar la distribución de los mejillones, es importante considerar el pH, ya que a pH bajos los mejillones comienzan a perder calcio, lo que provocará que las conchas se erosionen o adelgacen (McMahon, 1996; Hincks & Mackie, 1997; Claudi & Prescott, 2011). Se ha demostrado que a pHs de 6.9 y 7.1, las conchas de los dreisénidos sufren una pérdida significativa de calcio, la cual resulta en una alta mortalidad de mejillones adultos (Claudi *et al.*, 2012). A partir de un estudio de 76 lagos europeos se

concluyó que los mejillones cebra estaban ausentes de todos aquellos lagos con niveles de pH por debajo de 7.3 (Ramcharan *et al.*, 1992), y en experimentos de laboratorio las larvas velígeras se desarrollaron adecuadamente sólo a pH entre 7.4 y 9.4 (Sprung, 1993). Los investigadores generalmente han utilizado o recomendado el uso de límites de pH entre 6.5-7.5 y 9.0-9.5 para evaluar la distribución potencial de los mejillones cebra (Cohen, 2005).

Oxígeno disuelto

El mejillón cebra puede sobrevivir en un amplio rango de concentraciones de oxígeno. Se han observado en zonas con niveles de oxígeno desde 0.1 hasta 14.4 mg/L a 25 °C (Benson *et al.*, 2019a). Las larvas de mejillón cebra pueden sobrevivir durante períodos cortos a niveles de oxígeno al 20% de saturación (aproximadamente 2 ppm) a 18°C (Baker *et al.*, 1993). Se ha reportado que los adultos necesitan una saturación del 25% (entre 2 y 3 ppm a 10-25 °C) (Karatayev *et al.*, 1997). Se han encontrado poblaciones abundantes de mejillones cebra habitando a concentraciones de oxígeno tan bajas como 3.2 ppm en partes del río Illinois (Kraft, 1994). Por otra parte, se ha observado que la presencia del mejillón cebra provoca un cambio en el flujo del oxígeno bentónico de forma directa (consumo propio del oxígeno, 32 mg/m²/h) e indirecta (consumo de oxígeno del sedimento, 82 mg/m²/h), produciendo un incremento del 42% en su demanda (Turner, 2010). La mayor parte de los estudios han utilizado límites de 4-6 ppm para evaluar la distribución potencial de los mejillones cebra (Doll, 1997; Sorba & Williamson, 1997; Cohen & Weinstein, 1998).

5.5.2 Mejillón quagga

Profundidad

Habitan en una amplia gama de profundidades que van desde las zonas litorales hasta las zonas profundas de lagos y ríos (Baldwin *et al.*, 2002; Stoeckmann, 2003). El mejillón quagga es el único dreisénido de la familia que puede sobrevivir a una profundidad mayor de 40 metros (Dermott & Munawar, 1993). En efecto, aunque regularmente se encuentran en

profundidades de 4 a 10 m en su área de distribución natural, también pueden encontrarse a más de 60 m. En el lago Erie y Ontario, se han llegado a reportar en profundidades de hasta 130 m (Mills *et al.*, 1996).

Temperatura

Se ha reportado que la temperatura óptima para el mejillón quagga es de 16°C, aunque se ha observado que los mejillones quagga a una profundidad de 23 m en el Lago Erie, desovaron a una temperatura de 9°C en el verano de 1994 y entre 9 y 11°C en el verano de 1995, basado en exámenes histológicos, lo que los lleva a tener temporadas de desove extendidas (Claxton & Mackie, 1998; Britton, 2007; Richter, 2008). Los mejillones quagga recolectados del lago Erie en el verano de 1996 a una profundidad de 55 m donde la temperatura era de 4.8 °C en el momento de la colecta también mostraron evidencia de desove, encontrándose que el 80% de las hembras tenía al menos algunos huevos maduros y el 20% gónadas gastadas (Roe & MacIsaac, 1997). También se ha reportado que los mejillones quagga llegan a desovar a profundidades importantes en el Lago Michigan cuando las temperaturas del agua llegan a los 6 °C. Por otra parte, en el lago Mead, las tasas de establecimiento de las larvas estuvieron correlacionadas con temperaturas de 11.9 a 22.6°C (Chen *et al.*, 2011), lo que refleja la plasticidad de las poblaciones en términos de tolerancia térmica. Las observaciones de que los mejillones quagga son más abundantes que los mejillones cebra a mayores profundidades (Mills *et al.*, 1993; Roe & MacIsaac, 1997; Ricciardi & Whoriskey, 2004) también sugieren que los mejillones quagga son más tolerantes a las bajas temperaturas, aunque otros factores podrían ser limitantes para los mejillones cebra (es decir, diferentes sustratos, concentraciones de oxígeno o disponibilidad de alimento a mayor profundidad).

La mayor parte de la información sobre los límites máximos de temperatura de los mejillones quagga proviene de estudios en los que compararon a los mejillones quagga y cebra, y estos sugieren que los mejillones quagga son menos tolerantes a las altas temperaturas. Un estudio en el que expusieron a los mejillones a diversas combinaciones de temperatura y turbidez concluyó que los mejillones cebra sobrevivieron a las altas

temperaturas mejor que los mejillones quagga, aunque este resultado se vio sesgado por el uso de mejillones recolectados en diferentes latitudes (Thorp *et al.*, 1998a). En otro estudio, los mejillones quagga fueron aclimatados a 20 °C y se sometieron a temperaturas que se elevaban a una velocidad de 0.3 °C/min y se mantuvieron abiertos y no respondieron hasta los 36.4 °C mientras que los mejillones cebra sólo lo hicieron a los 37 °C (Domm *et al.*, 1993). Cuando se movieron directamente de 20 a 32 °C, los mejillones quagga duraron un promedio de 75 minutos antes de abrirse y ya no responder, mientras que los mejillones cebra duraron 275 minutos (Domm *et al.*, 1993). Los mejillones quagga aclimatados a 5, 15 y 20 °C y transferidos a 30 °C sufrieron altas tasas de mortalidad dentro de un periodo de 11-14 días, mientras que todos los mejillones cebra sometidos a las mismas condiciones sobrevivieron a estas exposiciones (Spidle *et al.*, 1995). Estos datos han llevado a algunos investigadores a concluir que los mejillones cebra soportan temperaturas más altas que los quagga, considerando un promedio de 30 °C para los mejillones cebra y 25 °C para los mejillones quagga (Spidle *et al.*, 1995; Mills *et al.*, 1996). Apoyando esta conjetura, Choi *et al.* (2013) observaron que al simular las condiciones del lago Mead después de 5 días se registraba una mortalidad del 100% en temperaturas de verano promedio mayores a 30 °C, mientras que en otoño sobrevivían hasta 27 días con temperaturas cercanas a 12.5 °C. Sin embargo, hay algunos datos conflictivos. Por ejemplo, en 2007 se encontraron en el lago Mead mejillones quagga lo suficientemente grandes para haberse establecido antes del verano de 2006, en aguas poco profundas donde las temperaturas del verano rutinariamente alcanzan los 30 °C (LaBounty & Burns, 2005). Por otra parte, en 12 ensayos de exposiciones a temperaturas de aclimatación que se incrementaron en tres ocasiones (5, 15 y 20 °C) a 4 velocidades (1 °C por cada 5, 15, 30 y 60 min), la temperatura que causó 50% de mortalidad (LT₅₀) para los mejillones quagga resultó ser significativamente menor que la LT₅₀ para los mejillones cebra en todos menos un ensayo, mientras que la LT₁₀₀ (la temperatura que produce 100% de mortalidad) fue significativamente menor sólo en un ensayo (Spidle *et al.*, 1995). Estos últimos resultados sugieren que mientras que las poblaciones de mejillones cebra pueden tener una mayor tolerancia general a las altas temperaturas tendrían mayores mortalidades que las poblaciones de mejillones quagga en

temperaturas extremas. Si este fuera el caso, una población de mejillones quagga introducida en aguas que experimenten altas temperaturas periódicas podría sufrir inicialmente una alta mortalidad de los individuos menos tolerantes, pero terminarían seleccionándose poblaciones que serían tan tolerante a las altas temperaturas como los mejillones cebra.

Se ha observado también que la temperatura puede influir en el morfotipo del mejillón quagga, ya que temperaturas de 18-20 °C inducen una morfología típica de individuos de aguas poco profundas, mientras que las bajas temperaturas (6-8 °C) produce especímenes con morfología de aguas profundas (Peyer *et al.*, 2011).

Salinidad

El mejillón quagga tiene menor tolerancia a la salinidad respecto al cebra. Las poblaciones en el estuario del Dnieper-Bug habitan a una salinidad máxima de 4‰ en comparación con salinidades de 7.6‰ en las que habitan los mejillones cebra. En ensayos de laboratorio, los mejillones quagga y cebra tuvieron una alta supervivencia después de 40 días de exposición a salinidades de 5 y 8‰, respectivamente, a 7-15 °C, y a salinidades de 4 y 6‰, respectivamente, a 18-21 °C (Mills *et al.*, 1996). Mientras que los mejillones quagga y cebra adultos de los Grandes Lagos no mostraron diferencias en las respuestas a la salinidad en el laboratorio, al no verse afectada la supervivencia de ninguna de las especies después de 18 días de exposición a 5‰ (Spidle *et al.*, 1995). En otros experimentos se ha observado que los embriones y larvas de mejillones quagga mostraron menor tolerancia a la salinidad que los de los mejillones cebra (Wright *et al.*, 1996). De aquí que se haya establecido que 5‰ es la salinidad máxima que pueden soportar (Mills *et al.*, 1996). Estos organismos pueden reproducirse en salinidades de hasta 3‰ (Benson *et al.*, 2019b). A pesar de los resultados mostrados y las salinidades en las que habita, se ha comprobado que tanto el mejillón cebra como el quagga pueden sobrevivir a los intercambios de agua de lastre (30‰) por al menos 48 hrs (Ellis & MacIsaac, 2009).

Calcio

Se ha reportado que los mejillones quagga necesitan por lo menos 25 mg/L de calcio con el fin de mantener el crecimiento de la concha (Ritcher, 2008). No obstante, en el río St. Lawrence, cerca de Montreal, se han encontrado mejillones quagga en sitios donde el calcio solo alcanzaba los 12.4 mg/L mientras que los mejillones cebra se encontraron en sitios donde las concentraciones de calcio eran tan sólo de 8 mg/L o ligeramente mayores (Jones & Ricciardi, 2005). Estos sitios se encuentran justo debajo de la confluencia del río Ottawa (con concentraciones bajas de calcio y pocos o ningún mejillón cebra presente) y el tronco principal del río St. Lawrence que drena fuera de los Grandes Lagos (con altas concentraciones de calcio y altas densidades de mejillones). Los mejillones cebra y quagga en los sitios cerca de Montreal son seguramente reclutados de sitios de aguas arriba y no son el resultado de la reproducción local, y las concentraciones de calcio en estos sitios deben variar con los cambios en los flujos relativos de los dos afluentes, por lo que las correlaciones entre los niveles de calcio y la presencia o ausencia de mejillones en estos sitios no siempre se puede utilizar para determinar los niveles de calcio necesarios para el establecimiento. En un estudio contrastante, en el río Don, Rusia, los mejillones quagga dominaban en sitios con concentraciones de calcio más altas (aparentemente más de 100 mg/L), mientras que los mejillones cebra dominaban en sitios con concentraciones más bajas de calcio (45-78 mg/L; Fig. 16) (Zhulidov *et al.*, 2004). Sin embargo, el potencial de invasión del mejillón quagga en cuerpos de agua bajos en calcio es incuestionable. Estudios en laboratorio muestran que adultos de *D. bugensis*, pueden sobrevivir hasta 170 días en concentraciones bajas de calcio (9 a 12 ppm), exhibiendo aún su potencial reproductivo. Igualmente, las larvas velígeras también son capaces de sobrevivir, desarrollarse y establecerse a estas bajas concentraciones (Davis *et al.*, 2015).

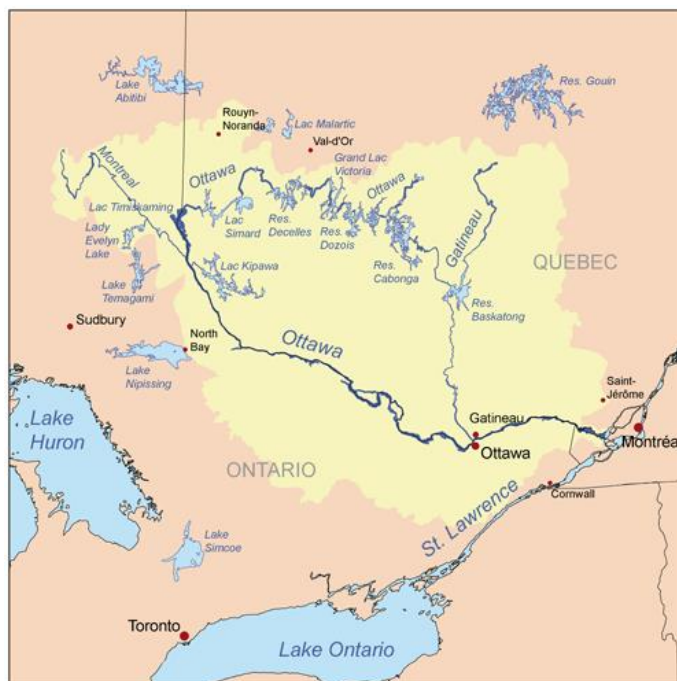


Figura 16. Entrecruzamiento del Río Ottawa y Río Ontario cerca de Montréal. Tomado de Knusser, 2007 (<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ottawarivermap.png>).

pH

Los estudios de pH para el mejillón quagga son escasos. Cohen (2007) reporta valores de pH limitantes de 7.3 y 9.4 para los mejillones cebra y quagga, respectivamente. En un estudio realizado con individuos adultos de ambas especies los cuales estuvieron expuestos durante 10 semanas a un pH de 6.9, 7.1 y 7.3, se pudo observar una mortalidad cercana al 40% en el tratamiento con pH 6.9 para ambas especies. La mortalidad estuvo relacionada con la pérdida de peso de los organismos atribuida a la descalcificación ya que después del periodo experimental las conchas presentaban agujeros (Claudi *et al.*, 2012).

Oxígeno disuelto

Son escasos los datos publicados sobre los límites de oxígeno para el mejillón quagga (McMahon, 1996). Sin embargo, se ha especulado que los mejillones quagga pueden ser más tolerantes a condiciones hipóxicas que los mejillones cebrá, sobre la base de su colonización más eficaz en las aguas hipolimnéticas. En el lago Erie se han encontrado

poblaciones de mejillones quagga en áreas anóxicas a profundidades mayores de 15 m (Karatayev *et al.*, 2014).

Se ha sugerido que el mejillón quagga posee una capacidad adaptativa mayor que mejillón cebra respecto a la tolerancia de bajos niveles de oxígeno. De Ventura *et al.* (2016) lo atribuyen a la plasticidad fenotípica de la especie, y argumentan que esta capacidad le ha permitido adaptarse y sobrevivir en diferentes hábitats. El consumo de oxígeno de los morfotipos de aguas poco profundas es mayor que el consumo en los morfotipos de las profundidades, los que además presentan una mejor adaptabilidad a los cambios de temperatura, una ventaja adaptativa para aquellos que habitan cerca de la costa donde los cambios de temperatura del fondo son rápidos (Troy *et al.*, 2012; Tyner *et al.*, 2015). Además, las menores tasas de respiración de la forma profunda indican costos metabólicos más bajos, idóneos para aguas con mayor escasez de alimento (Nalepa *et al.*, 2010).

Así como la temperatura es un factor dominante en la respiración de los mejillones, su tamaño también presenta un efecto importante. Muchos procesos fisiológicos de los bivalvos son dependientes del tamaño con cambios exponenciales (Young *et al.*, 1996). Existe una relación proporcional entre el consumo de oxígeno y la temperatura e inversamente proporcional entre el consumo y el tamaño (Tyner *et al.*, 2015).

La concentración de alimento es también un factor significativo en el metabolismo de los mejillones. Los bivalvos filtradores, son organismos que utilizan sus branquias para respirar y alimentarse, por lo tanto, cuando hay una concentración de alimento óptima, la tasa de bombeo y la tasa de respiración aumentan. En cambio, si el alimento es escaso, la tasa de respiración disminuye a un metabolismo basal (Madon *et al.*, 1998; Stoeckmann & Garton, 2001). No obstante, cuando el óptimo de concentración de alimento es superado la respiración de los mejillones se ve reprimida, de la misma manera que al aumentar la turbidez (Summers *et al.*, 1996; Alexander & McMahon, 2004).

5.6 Parásitos

Es conocido que los mejillones cebra adultos son hospederos de un gran número de helmintos y protozoarios parásitos en todo su rango de distribución nativo en Europa (Davids & Kraak, 1993). Los ciliados y tremátodos son los parásitos obligados más comúnmente reportados, seguidos por infecciones bacterianas y ascetosporas (Molloy *et al.*, 1997).

Ciliados

Comúnmente se pueden encontrar ciliados en simbiosis dentro de la cavidad del manto en moluscos. Un molusco sano en un ambiente de bajo estrés se encontrará en equilibrio con los ciliados en su interior sin provocarle daños severos al hospedero, a menos que las condiciones les permitan crecer sin control (Bradbury, 1994). El mejillón cebra junto a su huésped específico *Conchophthirus acuminatus*, son un modelo conveniente para responder preguntas fundamentales relacionadas con la simbiosis y el comensalismo (Karatayev *et al.*, 2007). Estudios en diferentes lagos han mostrado que el porcentaje de dreisénidos infestados por *C. acuminatus* es cercano al 100% (Fenchel, 1965; Burlakova *et al.*, 1998; Karatayev *et al.*, 2007). En cambio, la cantidad de ciliados por hospedero varía según el tamaño del mejillón, y el enriquecimiento de nutrientes en el agua (Mastitsky, 2012). Sin embargo, no se han reportado casos en los que ciliados provenientes del mejillón causen algún daño a otro organismo, por lo que no se les considera perjudiciales.

Entre los ciliados ancistrómidos (Ancistromidae), *Hipocomagalma dreissenae* parece ser específico para las especies del género *Dreissena* y está altamente distribuido en Europa (Molloy *et al.*, 1997). Se ha reportado su infestación en las branquias, la cavidad del manto y ocasionalmente en las masas viscerales del mejillón cebra. Este parásito posee un tentáculo que le permite adherirse a las células epiteliales y tomar sus nutrientes. A pesar de esto su efecto patológico es bajo debido al bajo número de huéspedes por célula (Bradbury, 1994; Laruelle *et al.*, 1999). Otros dos ciliados descritos del mejillón cebra son *Sphenophrya dreissena* y *S. naumiana*, los cuales al igual que *H. dreissenae* absorben los

nutrientes de células epiteliales, sin causar algún efecto nocivo para la salud del hospedero (Molloy *et al.*, 1997; Laruelle *et al.*, 1999).

En Europa, se han reportado múltiples casos de mejillones cebrá infestados por ciliados del género *Ophryoglena* sp., los cuales se localizan dentro de las glándulas digestivas (Karatayev *et al.*, 2000, 2002a, 2003; Fokin *et al.*, 2003; Minguez & Giambérini, 2012). Entre ellos el más destacable es *Ophryoglena hemophaga*, un ciliado obligado y específico de *D. polymorpha*, el cual ingiere células sanguíneas del hospedero (Molloy *et al.*, 2005). A pesar de que se ha sugerido que puede presentar daños adversos al mejillón, se desconoce qué tan perjudicial puede llegar a ser (Zdun *et al.*, 1994; Molloy *et al.*, 2005). En el lago Erie, se han observado individuos de *Ophryoglena* sp. en la cavidad del manto de mejillones cebrá vivos y muertos (Toews *et al.*, 1993). Respecto a esto, Molloy *et al.* (1997, 2005) y Karatayev *et al.* (2002a) opinan que debe tratarse de una especie diferente y probablemente no parasita, ya que no se encontraron en ningún órgano.

Ascetosporea

Los ascetosporeos son protozoarios no ciliados, que pueden ser severamente dañinos para los moluscos. Fue el primer grupo reconocido como perjudicial para la industria de los moluscos. Solo el género *Haplosporidium* ha sido reportado para el mejillón cebrá (Bureson & Ford, 2004; Arzul & Carnegie, 2015). En Holanda, se ha reportado una única infestación letal de *Haplosporidium* en una población de *D. polymorpha*, y podría tratarse de la especie *H. raabei* (Molloy *et al.*, 1997; 2012).

Tremátodos

Aunque no se han observado cambios significativos en las densidades de mejillones por efectos parasitarios, el peligro persiste para los hospederos definitivos (como peces y aves), ya que existen altas probabilidades que las tasas de infección aumenten en ellos (Toews *et al.*, 1993; Mackie & Schloesser, 1996). Un claro ejemplo es el de *Bucephallus polymorphus*, un tremátodo digéneo de la familia Bucephalidae que se ha reportado tanto en *D. polymorpha* como en *D. bugensis* (Kulczycka, 1939; Golikova, 1960; Zdun, 1965;

Chernogorenko & Boshko, 1992). Esta especie requiere tres hospederos (Fig. 17), comenzando la infección en etapas larvales tempranas del mejillón, donde se desarrolla y es liberado durante su etapa de cercaria para enquistarse en los tejidos de peces (Molloy *et al.*, 1997). Durante su etapa dentro en el mejillón, se sitúa en las gónadas del individuo donde consume los nutrientes reservados para el crecimiento de los ovocitos (Minguez *et al.*, 2012).

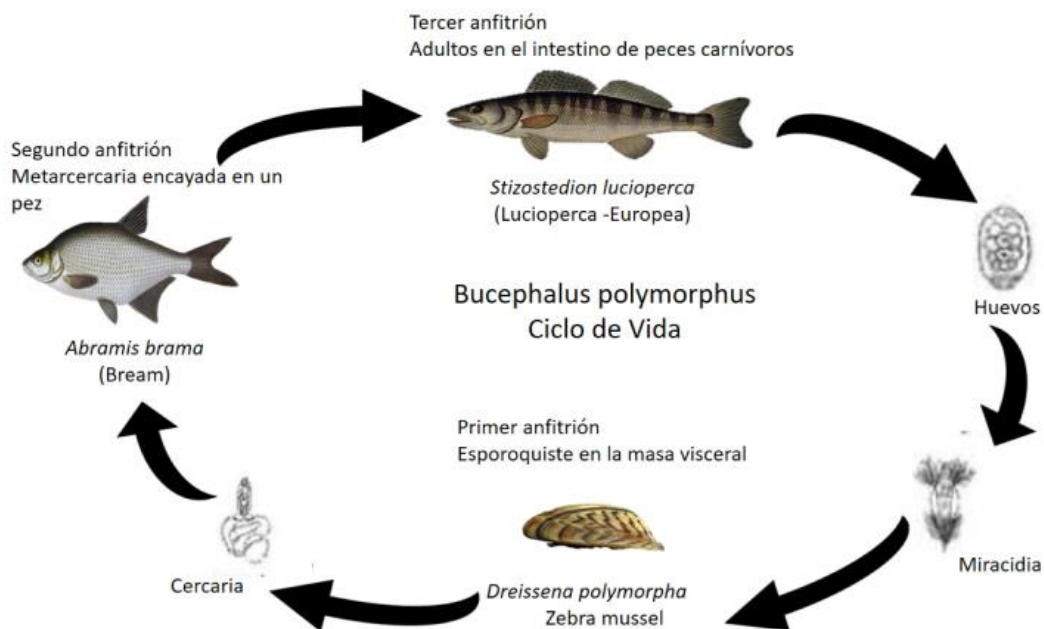


Figura 17. Ciclo de vida del tremátodo *Bucephalus polymorphus*. *Dreissena polymorpha* es el primero de dos hospederos intermediarios. Modificado de Molloy *et al.*, 1997.

Algunos tremátodos pertenecientes al género *Phyllodistomum* han sido reportados infestando las branquias en el mejillón cebra (Peribáñez *et al.*, 2006; Travina *et al.*, 2019). Se considera que estos tremátodos tienen una estrategia de tipo “virulenta”, ya que el organismo se desarrolla muy rápido y mata a su hospedero. No obstante, los efectos provocados al mejillón cebra son disminución del metabolismo, malformación de las branquias y reducción de las gónadas (Minguez *et al.*, 2012). A pesar del daño a las gónadas los mejillones infestados siguen siendo capaces de producir gametos (Molloy *et al.*, 1997). Anteriormente, varias especies de *Phyllodistomum* habían sido reportadas parasitando a *D.*

polymorpha, sin embargo, un estudio genético reveló que solo *Phyllodistomum macrocotyle* es parasitaria de este mejillón (Petkevičiūtė *et al.*, 2015; Travina *et al.*, 2019).

Otros parásitos importantes del mejillón son las especies de *Echinoparyphium*. Únicamente tres especies de este género se han reportado en el mejillón cebra: *Echinoparyphium recurvatum*, *E. echinatoides* y *E. paraulum* (Laruelle *et al.*, 2002). Aparentemente, estos organismos no causan daños al mejillón, por lo que la importancia de esta interacción deriva del uso del mejillón como hospedero intermediario. En efecto, *E. recurvatum* es un parásito común de las aves acuáticas de Norteamérica, a las que en ciertos casos puede causarles la muerte (Molloy *et al.*, 1997; Hannon *et al.*, 2016).

Aspidogastriidae es una familia de tremátodos que cumplen su ciclo de vida completo dentro un solo hospedero. Las especies *Aspidogaster conchicola* y *A. limacoides* se han reportado parasitando *D. polymorpha* (Molloy *et al.*, 1997). Típicamente se localizan en el pericardio y las cavidades renales, en donde se alimenta de células sanguíneas. Se ha observado que pueden causar hemorragias al hospedero (Laruelle *et al.*, 2002). Además, estos organismos pueden infectar a los peces que consumen al mejillón cebra (Zhokhov, 2001).

Las tasas de infestación de tremátodos son más altas en individuos de mayor edad debido a que el periodo de exposición a los miracidios es más largo (Taskinen & Valtonen, 1995). Además, la prevalencia de tremátodos es más alta en hembras que en machos. Müller *et al.* (2015) sugirieron que las hembras al reservar su energía para la reproducción vuelven su sistema inmune más vulnerable, volviéndolas más propensas a ser parasitadas. Sin embargo, esto no significa que los mejillones se encuentren indefensos ante estos organismos, ya que algunos bivalvos pueden encapsular organismos que consideren extraños en capas de CaCO₃, por un proceso fisiológico similar a la producción de las perlas. Los mejillones cebra ocasionalmente pueden utilizar este método para defenderse de parásitos dañinos como los tremátodos (Laruelle *et al.*, 2002).

Otros

A pesar de que muchos organismos se encuentran dentro de la cavidad del manto, no todos son considerados parásitos. Existen algunos invertebrados (ácaros, nematodos, sanguijuelas, quironómidos y oligoquetos) que presentan asociaciones simbióticas con los mejillones, sin ocasionar ningún efecto adverso (Molloy *et al.*, 1997).

5.7 Patógenos

Virus

Los virus son la causa severa de infecciones en un amplio rango de especies de vertebrados. En un cuerpo de agua pueden permanecer por algunos días a temperaturas de 30 – 20 °C, unas pocas semanas a 10 °C y por meses entre 0 y -10 °C. Generalmente, los bivalvos actúan como vehículos eficientes para la transmisión de los virus. Específicamente, el mejillón cebrado cumple este papel para diversos virus. Un ejemplo de esto es el virus de la influenza, el cual es común en aves acuáticas. A este respecto, se ha reportado que el mejillón cebrado es capaz de acumular este virus extendiendo su periodo de permanencia en el medio ambiente antes de ser liberado nuevamente (Stumpf *et al.*, 2010).

Bacterias

Los mejillones son reservorios de microorganismos patógenos para organismos acuáticos y para el humano, ya que pueden acumular y concentrar bacterias, como *Escherichia coli*, *Aeromonas* spp., *Pseudomonas* spp., y *Salmonella* spp. (Seleguean *et al.*, 2001; Gu & Mitchell, 2002; Palos-Laidero *et al.*, 2014). Esto hace que los dreisénidos invasores jueguen un papel importante en la transmisión de enfermedades ecológicas (Winters *et al.*, 2011). Tan solo en los Grandes Lagos se ha demostrado la presencia de 27 géneros de bacterias pertenecientes a 12 subdivisiones, colectadas de diferentes tejidos del mejillón cebrado (Winters *et al.*, 2010). Como resultado de su potencial de filtración, llegan a reducir la concentración de bacterias en el agua hasta en un 99%. No obstante, su potencial de contaminación dependerá del tipo de patógeno y de su concentración (Mosteo *et al.*, 2016).

Por el contrario, en el estuario Odra en el Noroeste de Alemania no se encontró ninguna correlación entre la presencia de los mejillones y la concentración de bacterias, aunque probablemente los niveles de salinidad perjudicaron su capacidad de filtración (Fenske, 2002; Lauringson *et al.*, 2007; Daeschlein *et al.*, 2015).

Defensa contra patógenos (Sistema inmunológico)

Los moluscos son conocidos por tener solo el sistema inmune innato como línea de defensa contra partículas y organismos externos. Este sistema comprende una amplia gama de receptores de reconocimiento de patógenos, y una serie de moléculas efectoras enfocadas a la eliminación de microorganismos invasores y el reclutamiento de células especializadas al sitio de la infección (Gerdol, 2017). Este sistema se compone por elementos celulares y humorales. Los hemocitos son capaces de eliminar patógenos mediante fagocitosis o procesos de encapsulamiento, seguidos por degradación intracelular a través de especies de reactivas de oxígeno y enzimas lisosomales (Evariste *et al.*, 2018). En los bivalvos, la actividad de los hemocitos está altamente relacionada con múltiples funciones fisiológicas, tales como digestión de nutrientes, reparación de tejidos y de la concha, procesos de detoxificación y defensa inmunológica innata (Beninger *et al.*, 2003; Mount *et al.*, 2004; Donaghy *et al.*, 2009a, b; Soudant *et al.*, 2013; Evariste *et al.*, 2016). De acuerdo con su morfología y actividades celulares, se distinguen 3 tipos de hemocitos: hialinocitos, granulocitos y hemocitos blastoides, siendo los dos primeros los únicos con actividad fagocítica (Evariste *et al.*, 2016). A este respecto, aparentemente, *D. polymorpha* y *D. bugensis* presentan la misma tasa fagocítica, lo que indicaría que ambas especies son igual de resistentes ante el ataque de patógenos (Evariste *et al.*, 2018). Un factor externo es la exposición a diferentes dietas, ya que parece tener un efecto inmunomodulador, por lo que la diversidad de alimento puede afectar la distribución y efectividad de los hemocitos (Juhel *et al.*, 2015). De forma que es posible que su resistencia varié de acuerdo con las estaciones y la localidad.

Las partículas extrañas ingeridas por los hemocitos son eliminadas mediante la acción de los componentes humorales (el sistema pro-fenoloxidasas). Las fenoloxidasas son las

enzimas clave en la defensa contra infecciones bacterianas e infestaciones de parásitos (Al-Khalaifah & Al-Nasser, 2018). Este sistema requiere de activaciones e inhibiciones que involucran a varios tipos de células, zimógenos de fenoloxidasas y moléculas señalizadoras. Las reacciones enzimáticas producidas por el sistema fenoloxídasa producen moléculas como quinonas, difenoles, superóxidos, peróxido de hidrogeno e intermediarios reactivos de nitrógeno, los cuales son importantes durante la defensa contra organismos extraños (González-Santoyo & Córdoba-Aguilar, 2011).

No obstante, se ha sugerido que los invertebrados poseen memoria inmunológica (sistema inmune adquirido), lo que permitiría al sistema inmunológico de ambos mejillones invasores reconocer rápida y específicamente antígenos con los que el cuerpo estuvo en contacto previamente (Gerdol, 2017).

Tabla 3. Parásitos y patógenos reportados en *D. polymorpha* y *D. bugensis*.

Especie	Hospedero	Lugar	Referencia
Bacterias			
<i>Bradyrhizobium</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Lago Cristal	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Hyphomicrobium</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Curvibacter</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Lago Cristal	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Rhodferax</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron, Lago Cristal	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Polynucleobacter</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Methylophilus</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Chitinibacter</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Dechloromonas</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Aeromonas</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron y Michigan	Winters <i>et al.</i> (2010); Toews <i>et al.</i> (1993); Gu & Mitchell (2002)
<i>Escheria</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Shigella</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Yersinia</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Lago Cristal	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Actinertobacter</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron, Lago Vineyard	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Shewanella</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron, Lago Vineyard	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Bdellovibrio</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Gp3</i>	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Gp4</i>	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Gp8</i>	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Cyobacterium</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Lago Vineyard	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Propionibacterium</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Bacteroides</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Cloacibacterium</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Lago Cristal	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Flavobacterium</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron y Michigan	Winters <i>et al.</i> (2010); Toews <i>et al.</i> (1993)
<i>Caldilinea</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)

<i>Bacillariophyta</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron, Lago cristal, Lago Vineyard	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Clostridium</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Lago Cristal	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Lactobacillus</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Verrucomicrobia</i> subdivisión 3	<i>D. polymorpha</i>	Rio Huron	Winters <i>et al.</i> (2010)
<i>Serratia liquefaciens</i>	<i>D. polymorpha</i>	Grandes Ríos y Sureste de Ontario	Toews <i>et al.</i> (1993)
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<i>D. polymorpha</i>	Michigan	Toews <i>et al.</i> (1993)
<i>Escherichia coli</i>	<i>D. polymorpha</i>	Grandes Lagos, Michigan, USA	Winters <i>et al.</i> (2011)
<i>Shewanella putrefaciens</i>	<i>D. polymorpha</i>	Grandes Lagos, Michigan, USA	Winters <i>et al.</i> (2011)
<i>Shigella</i> sp.	<i>D. polymorpha</i>	La Cuenca de los Grandes Lagos, Michigan, USA	Winters <i>et al.</i> (2011)
Protozoarios			
<i>Cryptosporidium parvum</i>	<i>D. polymorpha</i>	Norteamérica	Graczyk <i>et al.</i> (2003)
<i>Giardia lamblia</i>	<i>D. polymorpha</i>	Irlanda y Rio Shannon	Lucy <i>et al.</i> (2008); Graczyk <i>et al.</i> (2003)
<i>Toxoplasma gondii</i>	<i>D. polymorpha</i>	Planta purificadora en Estados Unidos	Kerambrun <i>et al.</i> (2016)
<i>Haplosporidium nelsoni</i>	<i>D. polymorpha</i>	Países Bajos y regiones de la costa este de Estados Unidos	Haskins & Andrews (1988)
<i>Encephallitozoon intestinalis</i>	<i>D. polymorpha</i>	Río Shannon e Irlanda	Minchin <i>et al.</i> (2002)
<i>Enterocytozoon bieneunsi</i>	<i>D. polymorpha</i>	Río Shannon e Irlanda	Minchin <i>et al.</i> (2002)
<i>Encephallito ellen</i>	<i>D. polymorpha</i>	Río Shannon e Irlanda	Minchin <i>et al.</i> (2002)
Nemátodos			
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	<i>D. polymorpha</i>	Cuenca Volga y Río St. Lawrence, Nueva York	Kuperman <i>et al.</i> 1994; Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Crocodylaimus flavomaculatus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lagos Myastro y Naroch	Mastitsky & Gagarin (2004); Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Rhabdolaimus terrestris</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lagos Myastro y Naroch, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Ironus</i> sp.	<i>D. polymorpha</i>	Copper Basin Reservoir, Estados Unidos	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Chromadorina bioculata</i>	<i>ambos</i>	Lago Erken y Embalse de Drozdy, Bielorrusia, Lago Skinner, Copper basin reservoir	Karatayev <i>et al.</i> (2000); Mastitsky & Gagarin (2004); Reid <i>et al.</i> (2012); Karatayev <i>et al.</i> (2003)
<i>Chromadorina leuckarti</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Erken y Embalse de Drozdy, Bielorrusia	Karatayev <i>et al.</i> (2000); Mastitsky & Gagarin (2004); Reid <i>et al.</i> (2012); Karatayev <i>et al.</i> (2003)
<i>Laimydorus</i> sp.	<i>D. polymorpha</i>	Lago Erken y Embalse de Drozdy, Bielorrusia	Karatayev <i>et al.</i> (2000); Mastitsky & Gagarin

			(2004); Karatayev <i>et al.</i> (2003) Mastitsky <i>et al.</i> (2008)
<i>Punctodora ratzeburgensis</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Erken, Suecia	
<i>Achromadora</i> sp.	<i>D. polymorpha</i>	Embalse de Copper Basin y Lake Skinner, Estados Unidos	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Tobrilus gracilis</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lakes Naroch	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Plectus cirratus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lakes Myastro y Batorino, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Plectus palustris</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Naroch	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Plectus geophilus</i>	<i>D. bugensis</i>	Copper basin reservoir	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Monhystera unispiculatum</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lagos Myastro y Batorino, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Neoactinolaimus dzjubani</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lagos Myastro, Naroch, y Batorino, Belarus	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	<i>D. polymorpha</i>	Rio Svislosch, Bielorrusia	Karatayev <i>et al.</i> (2003)
<i>Eumonhystera pseudobulbosa</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Naroch	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Tridentulus floreanne</i>	<i>D. polymorpha</i>	Río Svisloch, Bielorrusia	Karatayev <i>et al.</i> (2003)
<i>Tobrilus tenuicadatus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Río Svisloch, Bielorrusia	Karatayev <i>et al.</i> (2003)
<i>Tripyla glomerans</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lagos Myastro y Naroch, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Brevitobrilus stenfanskii</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lagos Myastro y Batorino, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004); Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Epitobrilus medius</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Batorino, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Semitobrilus gagarini</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Naroch, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Tobrilus helveticus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lake Myastro, Belarus	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Eumonhystera pseudobulbosa</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Myastro, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Myastro, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Monhystera paludicola</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Myastro, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Monhystera lemani</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Myastro, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Tridentulus floreanae</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Naroch, Bielorrusia	Mastitsky & Gagarin (2004)
<i>Mononchus truncatus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Naroch	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Chromadoridae bioculata</i>	<i>D. bugensis</i>	Copper Basin Reservoir, y Lago Skinner	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Dichromadora</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Copper Basin Reservoir	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Diplogaster</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Copper Basin Reservoir	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Ironus</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Copper Basin Reservoir	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Laimydorus</i> sp.	<i>Ambos</i>	Lago Skinner, Lago Naroch	Reid <i>et al.</i> (2012)

<i>Ironus</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Copper basin reservoir	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Rhabdolaimus</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Copper basin reservoir, lago skinner	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Achormadora</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Lago skinner	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Aphelenchoides</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Lago skinner	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Mesodorylaimus</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Lago skinner	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Tobrilus</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Lago Skinner	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Eumonhystra</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Lago skinner	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Mylonchulus</i> sp.	<i>D. bugensis</i>	Lago skinner	Reid <i>et al.</i> (2012)
<i>Monhystrella</i> sp.	Ambos	Lago Skinner, Lago Naroch. Río Svisloch, Bielorrusia	Reid <i>et al.</i> (2012); Karatayev <i>et al.</i> (2003)
Virus			
<i>Influenza aviar de baja patogenicidad (LPAI)</i>	<i>D. polymorpha</i>	Sudeste de Asia, Cambodia	Stumpf <i>et al.</i> (2010)
<i>Poliovirus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Condiciones de laboratorio	Mezzanotte <i>et al.</i> (2016)
<i>Rotavirus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Condiciones de laboratorio	Mezzanotte <i>et al.</i> (2016)
Ciliados			
<i>Conchophthirus acuminatus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Europa Oriental y Occidental, la antigua Unión Soviética e Irlanda	Molloy <i>et al.</i> (1997) Karatayev <i>et al.</i> (2007)
<i>Conchophthirus klimentinus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Lago Ohrid, Macedonia	Raabe (1966) Molloy <i>et al.</i> (1997)
<i>Hypocomagalma dreissenae</i>	<i>D. polymorpha</i>	Dinamarca, Hungría, Macedonia y Polonia	Fenchel (1965) Raabe (1966)
<i>Ophryoglena</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Delta del Rin, Países Bajos	Molloy <i>et al.</i> (2005); Sergei <i>et al.</i> (2003)
Tremátodos			
<i>Bucephallus polymorphus</i>	<i>D. polymorpha</i>	Austria	Molloy <i>et al.</i> (1997) Mühlegger <i>et al.</i> (2009)
<i>Phyllodistomum</i> spp.	<i>D. polymorpha</i>	Cuenca de la Volga y Países Bajos	Molloy <i>et al.</i> (1997) Kuperman <i>et al.</i> (1994)
<i>Phyllodistomum folium</i>	<i>D. polymorpha</i>	Río Ebro y embalse de Ribaroja, España	Peribañez <i>et al.</i> (2006)
<i>Phyllodistomum macrocotyle</i>	<i>D. polymorpha</i>	Río Juras, Lyavlya y Solombalka, Norteamérica	Travina <i>et al.</i> (2019)
<i>Echinoparyphium recurvatum</i>	<i>D. polymorpha</i>	Taiwán, Indonesia y Egipto	Molloy <i>et al.</i> (1997)
<i>Aspidogaster conchicola</i>	<i>D. polymorpha</i>	Estados Unidos y Europa	Franck <i>et al.</i> (2002) Katerey <i>et al.</i> (2010)
Anélidos			
<i>Chaetogaster limnaei</i>	Ambos	Río St. Lawrence	Conn <i>et al.</i> (1996)

5.8 Competidores

Numerosas investigaciones se han enfocado al estudio de las etapas vulnerables del ciclo de vida de los mejillones dreisénidos y la acción de posibles competidores o depredadores, los cuales podrían ser capaces de contrarrestar la dispersión de esta especie, contribuyendo a su manejo y programas de control (Lancioni & Gaino, 2007).

Las esponjas son un ejemplo de competidores eficaces en ambientes de agua dulce, porque tienen la capacidad de colonizar sustratos duros que normalmente son ocupados por invertebrados sésiles, incluyendo al mejillón cebra (Ricciardi *et al.*, 1995b; Molloy *et al.*, 1997; Early & Glenoek, 1999; Lauer & Spacie, 2000). De esta manera, las esponjas ejercen una influencia supresiva y pueden ser consideradas como enemigos naturales de mejillón cebra, ya que ambas especies son sésiles y filtradoras (Lancioni & Gaino, 2007).

Sin embargo, hasta el momento la única especie competidora del mejillón cebra que ha logrado erradicar poblaciones enteras, es su congénere *D. bugensis*. Por ejemplo, en el río Dnieper, Ucrania las poblaciones de mejillón cebra fueron desplazadas casi completamente por el mejillón quagga (Zhulidov *et al.*, 2010) y en otros ríos del Oeste de Europa invadidos por el mejillón cebra se ha observado una tasa de desplazamiento de 26% por año (Heiler *et al.*, 2013). Esta interacción entre ambas especies también se ha reportado en Norteamérica, por ejemplo, en los Grandes Lagos (Nalepa *et al.*, 2009), y también el lago Oneida en Nueva York (Hetherington *et al.*, 2019). La dominancia ejercida por el mejillón quagga sobre el mejillón cebra, es atribuida a su mayor eficiencia energética, resultando en altas tasas de crecimiento a bajas temperaturas y baja concentración de alimento (Karatayev *et al.*, 2015; Hetherington *et al.*, 2019). Además, su capacidad de reproducirse a menores temperaturas les permite desovar antes que los mejillones cebra, permitiendo que las velígeras de mejillón quagga se alimenten primero del recurso disponible. Por último, el mejillón quagga puede establecer poblaciones a mayores profundidades, permitiéndole un mayor aprovechamiento del espacio ecológico disponible y en consecuencia de un mayor tamaño de reclutamiento (Ram *et al.*, 2012).

5.9 Depredadores

El mejillón cebra tiene un considerable valor nutricional, ya que cuenta con 60.7% de proteína, 12% de lípidos, 19% carbohidratos, y 5.9% de ceniza en sus tejidos, por lo que son consumidos en grandes cantidades por acociles, peces y aves acuáticas (Tabla 4) (Mackie & Schloesser, 1996). Además, existen cnidarios (*Hydra americana*) que se alimentan de las larvas velígeras de los dreisénidos (Conn & Conn, 1993). Las velígeras también son consumidas por crustáceos zooplanctónicos (e.g. copépodos) y larvas de peces, pero se desconoce la importancia de estos depredadores en las tasas de mortalidad de las larvas (Mackie & Schloesser, 1996).

El acocil, *Pacifastacus leniusculus*, es uno de los depredadores más comunes del mejillón cebra y algunos estudios han revelado su potencial selectivo para depredar a esta especie (Schreiber *et al.*, 1998; Nyström & Pérez, 1998; Reynolds & Donohoe, 2001). Efectivamente, estos acociles pueden llegar a consumir hasta un total de 79 mejillones por día, en específico mejillones pequeños (zu Ermgassen & Aldridge, 2011). No obstante, el grado en el cual los acociles podrían regular las poblaciones del mejillón cebra dependerá de la complejidad del hábitat y la disponibilidad de otros tipos de presas (Warner *et al.*, 1995; Corkum & Cronin, 2004).

El depredador más importante del mejillón cebra en su área de distribución natural es el pez llamado rutilo (*Rutilus rutilus*), cuya dieta consiste casi exclusivamente en mejillones (95-100%), aunque el consumo de mejillones puede ser estacional (Mackie & Schloesser, 1996). Otros ejemplos de depredadores son la mojarra orejona y la perca (Mackie & Schloesser 1996). Sin embargo, ninguno de los depredadores antes mencionados, llegan a limitar las poblaciones de los mejillones quagga.

En Norteamérica, se ha considerado a la corvina de agua dulce, *Aplodinotus grunniens*, y a otros peces (*Lepomis microlophus*, *L. gibbosus*, *Moxostoma hubbsi*, *M. carinatum* y *Cyprinus carpio*) como depredadores potenciales del mejillón cebra, ya que cuentan con dientes faríngeos molariformes (French, 1993).

Otros predadores significativos son las aves acuáticas (Fig. 18). Al menos 36 especies de aves de Europa y Norteamérica han sido reportadas como consumidoras de dreisénidos.

Diferentes especies de patos (*Aythya fuligula*, *A. ferina*, *A. marila*, *A. affinis*, *A. americana* y *Bucefala clangula*) y la focha común (*Fulica atra*), son las más reportadas como predadores del mejillón cebra (Molloy *et al.*, 1997; Stimac, 2014).



Figura 18. Pato cabeza roja (*Aythya americana*) alimentándose de un grupo de mejillones cebra. Tomada de Stimac (2014) (<https://davidstimac.wordpress.com/2014/01/31/winter-waterfowl/>).

Al estar sujeto a la presión de distintos depredadores el mejillón cebra ha desarrollado diversas respuestas defensivas. Se ha sugerido que el mejillón cebra puede ajustar su ritmo metabólico dependiendo del depredador (Antol *et al.*, 2018). Adicionalmente, con base en el hecho de que los peces y crustáceos utilizan los metabolitos de sus presas para localizarlos, se ha sugerido que los mejillones inmediatamente tras recibir una señal de depredación reducen su tasa de filtración para disminuir la producción de metabolitos con el objetivo de disminuir su nivel de detección (Hazlett, 1994; Weissburg & Zimmer-Faust, 1994; Weissburg *et al.*, 2002). De hecho, experimentos realizados con acociles muestran que estos depredadores utilizan químicos para ubicar a los mejillones cebra vivos

(Czarndeski *et al.*, 2011) y muertos (Hazlett, 1994). Sin embargo, diversos resultados tienden a ser inconsistentes, ya que la hipótesis de supresión de la emisión de metabolitos inducibles ha sido abordada sólo en una cantidad limitada de estudios (Weissburg & Zimmer-Faust, 1994; Smee & Weissburg, 2006; Czarndeski & Müller, 2014).

Las respuestas defensivas del mejillón varían dependiendo de múltiples factores ambientales, así como del organismo fuente de la señal (peces, crustáceos, o mejillones heridos). Se ha observado que, en ambientes deficientes en calcio, donde los moluscos tienen caparazones delgados, tienden a producir conchas más duras al recibir la señal de un depredador (Rundle *et al.*, 2004; Czarndeski *et al.*, 2006). Igualmente, se han reportado casos en los que un depredador induce cambios en la producción del biso (Cheung *et al.*, 2009; Chiu *et al.*, 2011; Lowen *et al.*, 2013). En el caso del mejillón cebra, se ha observado que incrementan la fuerza con la que se fijan a un sustrato y su grado de agregación en presencia del rutilo (*Rutilus rutilus*), o la reducen en presencia de señales de conspecíficos heridos (Czarndeski *et al.*, 2010; Kobak *et al.*, 2010; Kobak & Kakareko, 2011). Otras respuestas inducidas por señales de mejillones heridos son: reducción de movilidad, el aumento en la fuerza de fijación (Czarndeski *et al.*, 2010), disminución de la tasa de filtración (Naddafi *et al.*, 2007), y selectividad del alimento hacia organismos fáciles de digerir (Antol *et al.*, 2018). A este respecto, de acuerdo con Naddafi *et al.* (2007) los mejillones cebra al estar en riesgo de ser depredados consumieron más cianobacterias y diatomeas que criptofitas y crisofitas.

Tabla 4. Depredadores reportados para ambos mejillones invasores. Modificado de Molloy *et al.* (1997).

Especie	Localidad	Referencia
Crustáceos		
<i>Orconectes rusticus</i>	Norteamérica	Naddafi & Rudstam (2014)
<i>Orconectes propinquus</i>	Norteamérica	MacIsaac (1994b)
<i>Orconectes limosus</i>	Norteamérica	Piesik (1974)
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	Norteamérica	Zu Ermgassen & Aldridge (2011)
<i>Austropotamobius pallipes</i>	Irlanda	Reynolds & Donohoe (2001)
Peces		
<i>Abramis bjoerkna</i>	Europa	Draulans & Wouters (1988)
<i>Abramis brama</i>	Europa	Budzynska <i>et al.</i> (1956)
<i>Chondrostoma nasus</i>	Europa	Mogilchenko (1986)
<i>Leuciscus idus</i>	Europa	Mikheev (1963)
<i>Osmerus eperlanus</i>	Europa	Wiktor (1958)
<i>Perca fluviatilis</i>	Europa	Naberezhny <i>et al.</i> (1971)
<i>Rutilus rutilus</i>	Europa	Dmitrenko (1967); Belyaev <i>et al.</i> (1970)
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Europa	Voronchuck <i>et al.</i> (1983)
<i>Stizostedion lucioperca</i>	Europa	French & Bur (1992)
<i>Acipenser gueldenstaedti</i>	Europa	Yablonskaya (1985)
<i>Acipenser ruthenus</i>	Europa	Egereva (1971)
<i>Alburnus alburnus</i>	Europa	Sebestyén (1938)
<i>Anguilla anguilla</i>	Europa	Biro (1974)
<i>Carassius carassius</i>	Europa	Naberezhny <i>et al.</i> (1971)
<i>Clupeonella cultriventris</i>	Europa	Sherstyuk & Severenchuk (1989)
<i>Coregonus lavaretus</i>	Europa	Peczalska (1961)
<i>Huso huso</i>	Europa	Yablonskaya (1985)
<i>Leuciscus idus</i>	Europa	Mikheev (1963)
<i>Mylopharyngodon piceus</i>	Europa	Ewtushenko <i>et al.</i> (1993)
<i>Neogobius fluviatilis</i>	Europa	Gavlena (1977)
<i>Neogobius kessleri</i>	Europa	Yablonskaya (1985)
<i>Plathichthys fluviatilis</i>	Europa	Filuk & Zmudzinski (1965)
<i>Plathichthys flesus</i>	Europa	Naberezhny <i>et al.</i> (1971)
<i>Rutilus rubilio</i>	Europa	Daoulas & Economidis (1984)
<i>Tinca tinca</i>	Europa	Pliszka (1953)
<i>Alosa aestivalis</i>	Norteamérica	Limburg & Ahrend (1994)
<i>Alosa pseudoharengus</i>	Norteamérica	Mills <i>et al.</i> (1995)
<i>Dorosoma cepedianum</i>	Norteamérica	Mills <i>et al.</i> (1995)
<i>Morone americana</i>	Norteamérica	Limburg y Ahrend (1994)
<i>Osmerus mordax</i>	Norteamérica	Mills <i>et al.</i> (1995)
<i>Acipenser brevirostrum</i>	Norteamérica	Molloy <i>et al.</i> (1977)
<i>Acipenser fulvescens</i>	Norteamérica	French & Bur (1992)
<i>Catostomus commersoni</i>	Norteamérica	French & Bur (1992)
<i>Cyprinus carpio</i>	Europa y Norteamérica	Botnariuc <i>et al.</i> (1964)
<i>Lepomis auritis</i>	Norteamérica	Molloy <i>et al.</i> (1997)
<i>Lepomis gibbosus</i>	Norteamérica	Spataru (1976)

<i>Morone chrysops</i>	Norteamérica	French & Bur (1992)
<i>Moxostoma valenciennesis</i>	Norteamérica	French & Bur (1992)
<i>Neogobius melanostomus</i>	Norteamérica	Yablonskaya (1985)
<i>Perca flavescens</i>	Norteamérica	French (1993)
<i>Coregonus clupeomiformis</i>	Norteamérica	French & Bur (1992)
<i>Stizostedion vitreum</i>	Norteamérica	French & Bur (1992)
<i>Ictalurus furcatus</i>	Rio Arkansas (Norteamérica)	Magoulick & Lewis (2002)
<i>Aplodinotus grunniens</i>	Rio Arkansas (Norteamérica)	Magoulick & Lewis (2002)
<i>Aplodinotus rupestri</i>	Lago Champlain (Norteamérica)	
<i>Lepomis microlophus</i>	Rio Arkansas (Norteamérica)	Magoulick & Lewis (2002)
<i>Dorosoma petenense</i>	Rio Arkansas (Norteamérica)	Magoulick & Lewis (2002)
<i>Ictalurus punctatus</i>	Rio Mississippi (Norteamérica)	Claramunt <i>et al.</i> (2019)
<i>Apollonia melanostoma</i>	Lago Michigan (Norteamérica)	Lederer <i>et al.</i> (2008)
Reptiles		
<i>Graptemys geographica</i>	Lago Erie (Norteamérica)	Lindeman (2006)
Aves		
<i>Anas platyrhynchos</i>	Europa	Jacoby & Leuzinger (1972); Kozulin (1995)
<i>Anas strepera</i>	Europa	Jacoby & Leuzinger (1972)
<i>Anas ferina</i>	Europa	bij de Vaate (1991)
<i>Anas fuligula</i>	Europa	Cleven & Frenzel (1992)
<i>Anas nyroca</i>	Europa	Jacoby & Leuzinger (1972)
<i>Bucephala chlangula</i>	Europa	bij de Vaate (1991)
<i>Bucephala albeola</i>	Lago Erie (Europa)	Petrie & Knapton (1999)
<i>Cygnus olor</i>	Europa	Jacoby & Leuzinger (1972)
<i>Fulica atra</i>	Europa	Borowiec (1975)
<i>Gallinula chloropus</i>	Europa	Jacoby & Leuzinger (1972)
<i>Larus canus</i>	Europa	Jacoby & Leuzinger (1972)
<i>Mergus merganser</i>	Europa	Jacoby & Leuzinger (1972)
<i>Mergus serrator</i>	Europa	Jacoby & Leuzinger (1972)
<i>Aythya affinis</i>	Norteamérica	Custer & Custer (1996)
<i>Aythya americana</i>	Norteamérica	Custer & Custer (1996)
<i>Aythya collaris</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Aythya ferina</i>	Lago Constanza (Norteamérica)	Wormington & Leach (1992)
<i>Calidris alpina</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Calidris maritima</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Charadrius vociferus</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Larus argentatus</i>	Norteamérica y Europa	Jacoby & Leuzinger (1972)
<i>Larus delawarensis</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Lophodytes cucullatus</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Melanitta fusca</i>	Norteamérica	Géroutet (1966)
<i>Melanitta nigra</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Euphagus carolinus</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Melanitta perspicillata</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)
<i>Sturnus vulgaris</i>	Norteamérica	Wormington & Leach (1992)

En México, las especies moluscívoras serán la primera barrera biológica que limitaría el establecimiento y la expansión de ambos mejillones. Algunos estudios demuestran que el tamaño de las poblaciones de mejillones es significativamente influenciado por peces depredadores, especialmente aquellos de gran tamaño (carpa común, corvina de agua dulce, bagres) (Thorp *et al.*, 1998b; Bowers & Szalay, 2007). Dos de ellas son relativamente comunes en el Norte del país, *Cyprinus carpio* y *Aplodinotus gunniens* (Kirk *et al.*, 2001; Miller *et al.*, 2009). No obstante, no son los únicos organismos presentes en el país que se alimentan de moluscos. La siguiente tabla presenta algunas de las especies de peces potenciales depredadoras del mejillón presentes en el Norte de México (Tabla 5).

Tabla 5. Algunas especies de peces malacófagos en el Norte de México (Hendrickson, 2006; Bean *et al.*, 2009; Miller *et al.*, 2009).

Especie	Nombre común
<i>Acipenser oxyrinchus</i>	Esturión del Atlántico
<i>Carpoides carpio</i>	Matalote chato
<i>Ictiobus niger</i>	Matalote negro
<i>Ictalurus punctatus</i>	Bagre de canal
<i>Arius felis</i>	Bagre boca chica
<i>Arius guatemalensis</i>	Bagre cuatete
<i>Cathorops aguadulce</i>	Bagre aguadulce
<i>Lucania parva</i>	Sardinilla de lluvia
<i>Lutjanus argentiventris</i>	Pargo amarillo
<i>Diapterus plumieri</i>	Mojarra rayada
<i>Herichthys minckleyi</i>	Mojarra de cuatro ciénegas
<i>Aplodinotus gunniens</i>	Roncador de agua dulce
<i>Cyprinus carpio</i>	Carpa común
<i>Moxostoma congestum</i>	Matalote gris

6. Introducción de dreisénidos en México

6.1 Riesgo de introducción del mejillón cebra y quagga

La presencia del mejillón cebra en Texas y la de cebra y quagga en California y Arizona, ambos estados fronterizos con México, ha hecho posible la introducción de por lo menos una de estas especies a territorio mexicano. Actualmente la amenaza de introducción se ha incrementado por la presencia de ambos mejillones en cuerpos de agua de California localizados relativamente cerca de la frontera.



Figura 19. Mapa de la presencia de los mejillones quagga y cebra en California (Tomado de USGS).

El primer indicio de alerta fue el texto periodístico de julio del 2014, del periódico ZETA de Tijuana, Baja California, el cual informó sobre la presencia de una almeja en la planta potabilizadora “El Florido”, perteneciente a la Comisión Estatal de Servicios Públicos de Tijuana (CESPT) (Mercado, 2014).

Al analizar los patrones de distribución de la invasión del mejillón cebra y mejillón quagga, lo más probable es que se tratara de *D. bugensis*. Posteriormente, se confirmó el registro de esta especie en la presa “El Carrizo” ubicada en Tijuana, Baja California, aunque no se encontró en la cuenca del río Colorado (Wakida-Kusunoki *et al.*, 2015).

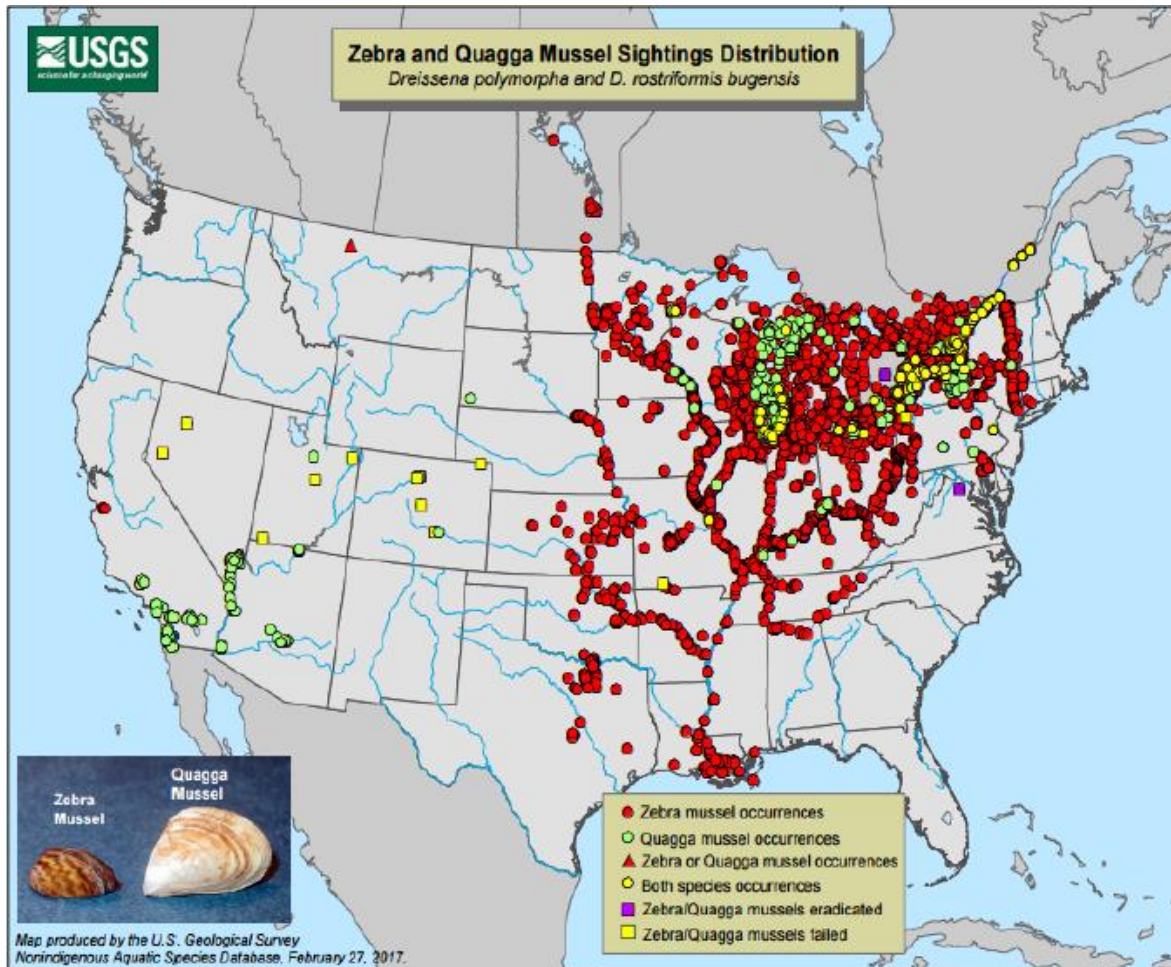


Figura 20. Registros de mejillón cebra (*D. polymorpha*) y mejillón quagga (*D. bugensis*) (Tomado de USGS).

El *Tratado de Aguas Internacionales entre México y Estados Unidos* firmado el 3 de febrero de 1944, establece que México asigna agua a Estados Unidos del río Bravo, y Estados Unidos asigna agua a México del río Colorado. El tratado de 1944 especifica que la contabilidad en la entrega de agua a los Estados Unidos se lleva por ciclos de cinco años consecutivos y, en caso de sequía extraordinaria, los faltantes que hubieren se repondrán en el ciclo siguiente (Rendón-Pimentel, 2011). La necesidad de este intercambio de agua entre ambos países constituye una vía de introducción cíclica que tiene el potencial de favorecer a las poblaciones de mejillones que se lleguen a establecer en los cuerpos de agua de la frontera, sobre todo al considerar la calidad del agua prevaleciente en éstos. En efecto, la similitud climática (Fig. 21), los niveles de pH (Fig. 22) y principalmente el contenido de calcio (Fig. 23 y 24), así como la cantidad de nutrientes disponibles en varias regiones del Río Colorado y

el Río Bravo indicarían una gran posibilidad de establecimiento potencial de ambas especies (Cohen, 2007; Pucherelli *et al.*, 2016). Aún si se considera la tolerancia a la temperatura existen amplias probabilidades de establecimiento de ambas especies (Fig. 25). Esta probabilidad se incrementa al considerar otros factores relacionados con la dispersión, tales como la densidad poblacional de los lugares invadidos y la cercanía a puertos y presas (Fig. 26) (Quinn *et al.*, 2013). Sin embargo, los modelos de nicho del US Fish and Wildlife indican una probabilidad aún mayor para el mejillón quagga en una buena parte del Río Colorado (Fig. 27).



Figura 21. Mapa de similitud climática para los mejillones quagga y cebra utilizando el algoritmo MaxEnt (Gallardo *et al.*, 2013).

No obstante, en un estudio reciente en el que se relacionó la interconectividad de varios parámetros fisicoquímicos para predecir la idoneidad del hábitat se menciona que el aumento de la temperatura y el total de sólidos suspendidos (turbidez) en los sitios aguas abajo del sistema del río Colorado (incluyendo cuerpos de agua de la frontera con México) y las condiciones de los parámetros físico-químicos probablemente contribuían sólo en parte a la reducción del establecimiento y la supervivencia de los mejillones (Pucherelli *et al.*, 2016). Esto coincide con lo mencionado por Kolar & Lodge (2001) quienes mencionan que la proliferación de una especie exótica, como *D. polymorpha*, en un área geográfica puede ser explicada solo parcialmente por las propiedades físicas y químicas del ambiente donde ocurre la invasión.

Tabla 6. Criterios de calidad de agua para el Río Bravo mostrando el pH de diferentes estaciones de muestreo (Tomado de *Texas Clean Rivers Program and International Boundary and Water Commission, United States Section, 2008*).

Cuencas del Río Grande		Usos			Criterios						
No. de segmento	Nombre	Recrea- cional	Vida acuática	Suministro de agua domestica	Cl (mg)	SO ₄ (mg/L)	STD (mg/L)	Oxígeno disuelto (mg/L)	pH	Indicador bacterial #/100ml	Temp (°F)
2301		CR	E					5.0	6.5-9.0	35/200	95
2302		CR	H	PS	270	350	880	5.0	6.5-9.0	126/200	90
2303		CR	H	PS	200	300	1000	5.0	6.5-9.0	126/200	93
2304		CR	H	PS	200	300	1000	5.0	6.5-9.0	126/200	95
2305		CR	H	PS	150	270	800	5.0	6.5-9.0	126/200	88
2306		CR	H	PS	300	570	1550	5.0	6.5-9.0	126/200	93
2307		CR	H	PS	300	550	1500	5.0	6.5-9.0	126/200	93
2308		NCR	L	PS	250	450	1400	3.0	6.5-9.0	605/2000	95
2309		CR	E	PS	50	50	300	6.0	6.5-9.0	126/200	90
2310		CR	H	PS	1700	1000	4000	5.0	6.5-9.0	126/200	92
2311		CR	H		7000	3500	15000	5.0	6.5-9.0	126/200	92
2312		CR	H		3200	2200	9400	5.0	6.5-9.0	126/200	90
2313		CR	H	PS	50	50	400	5.0	6.5-9.0	126/200	90
2314		CR	H	PS	340	600	1800	5.0	6.5-9.0	126/200	92

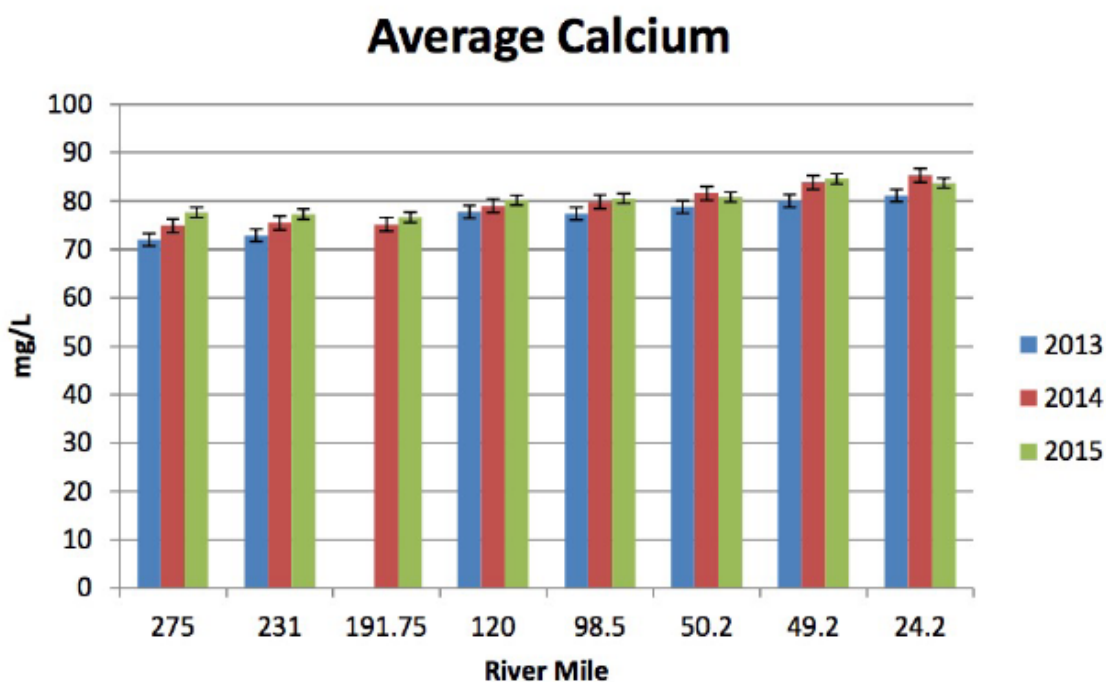


Figura 22. Cantidad de calcio (mg/L) en los últimos años en el Río Colorado (Tomado de Pucherelli et al., 2016).

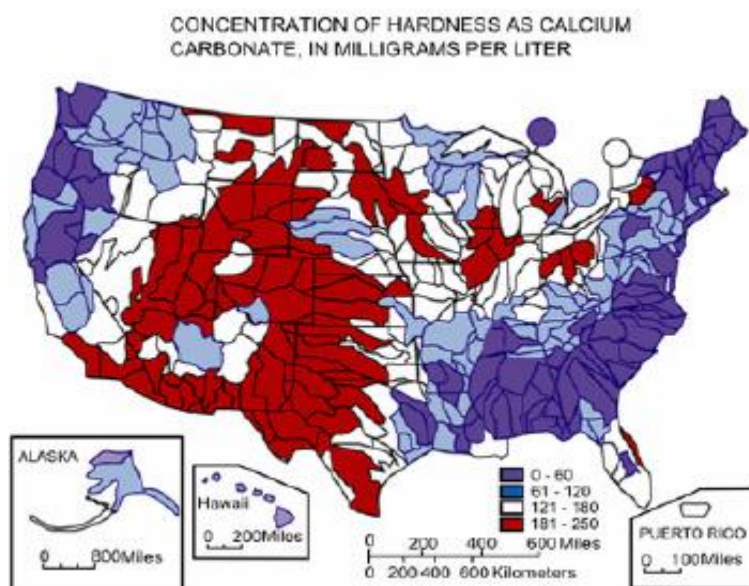


Figura 23. Mapa de la dureza del agua expresada como carbonato de calcio para Norteamérica. Nota: la concentración de calcio es igual a 'dureza de calcio / 2.5' Tomado de Quinn *et al* (2013).

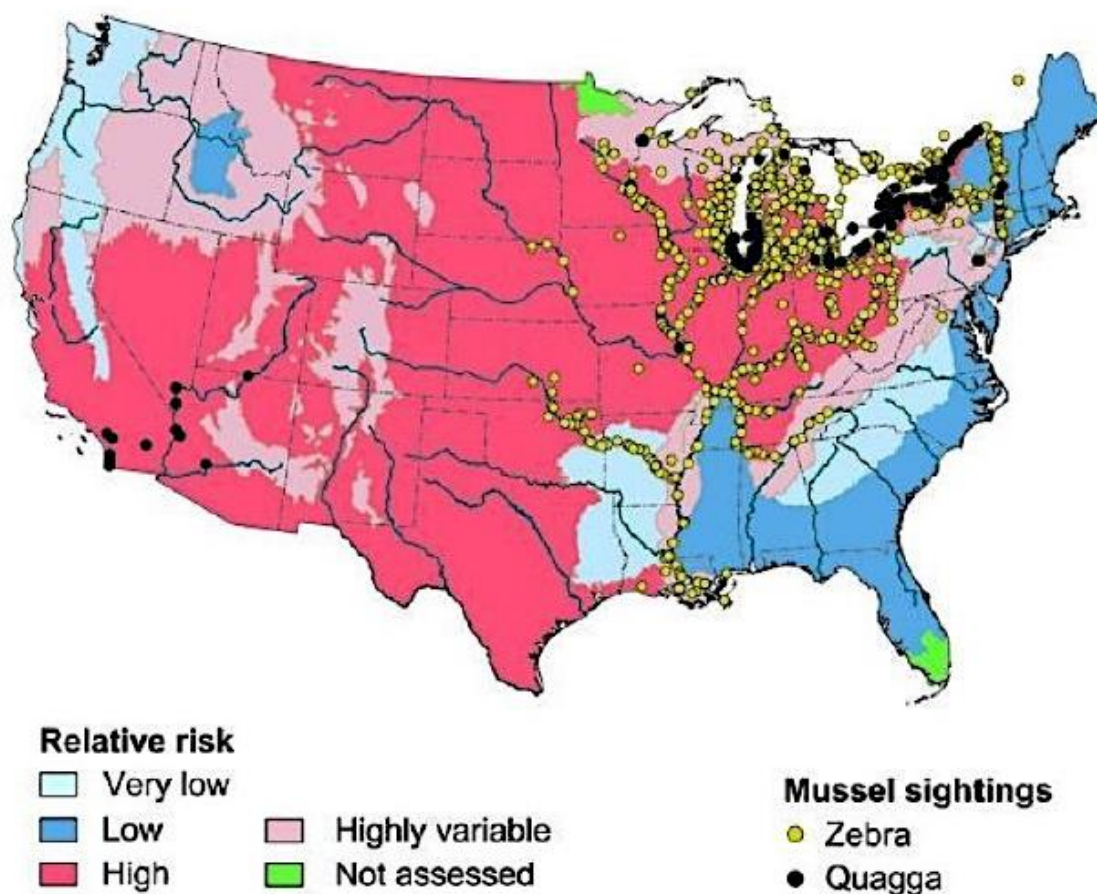


Figura 24. Riesgo de invasión del género *Dreissena* para ecorregiones de EE. UU. con base en las concentraciones de calcio en los arroyos y ríos. Dependiendo de las características de la cuenca, algunas porciones de las ecorregiones altamente variables pueden estar en alto riesgo, mientras que otras pueden estar en bajo riesgo. Los puntos indican las observaciones de poblaciones de mejillones cebra y quagga en octubre del 2007. Tomado de Whittier *et al.* (2008).

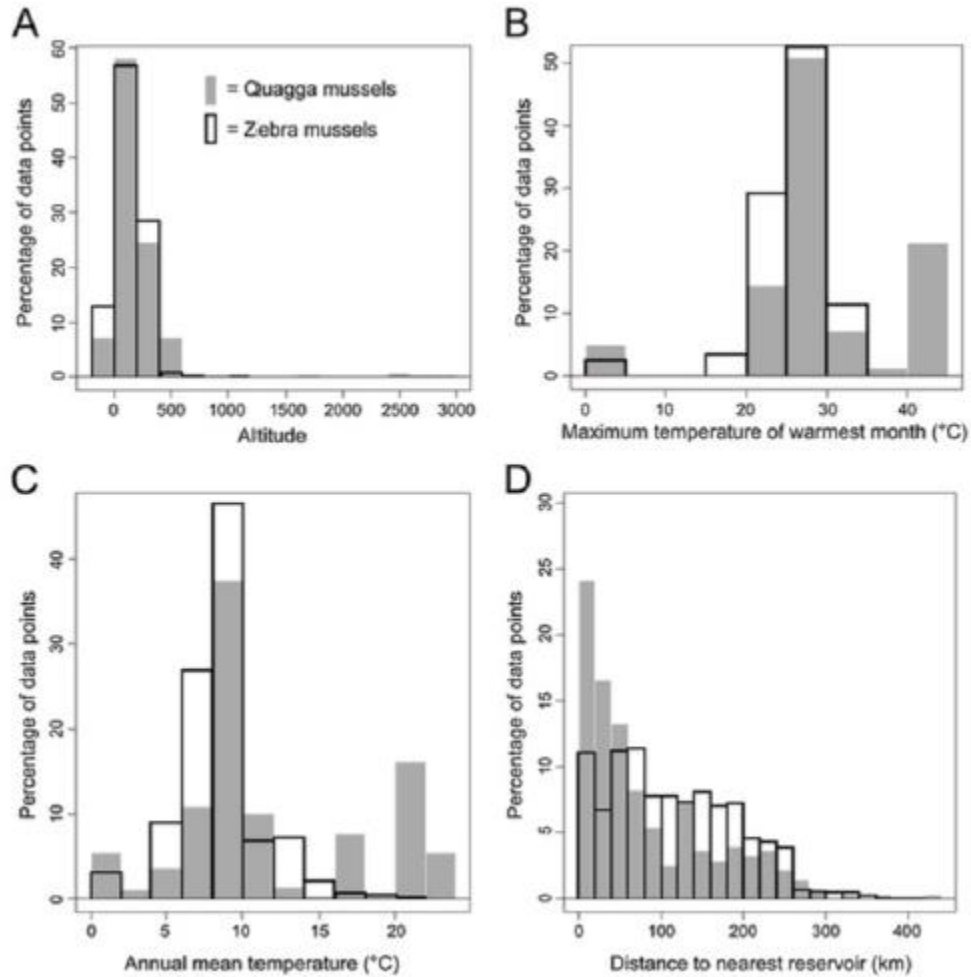


Figura 25. Histograma de ocurrencias de mejillones cebra y quagga a través de un gradiente de (A) altitud, (B) temperatura máxima del mes más cálido, (C) temperatura anual promedio, y (D) distancia al siguiente cuerpo de agua. Tomado de Quinn *et al.* (2013).

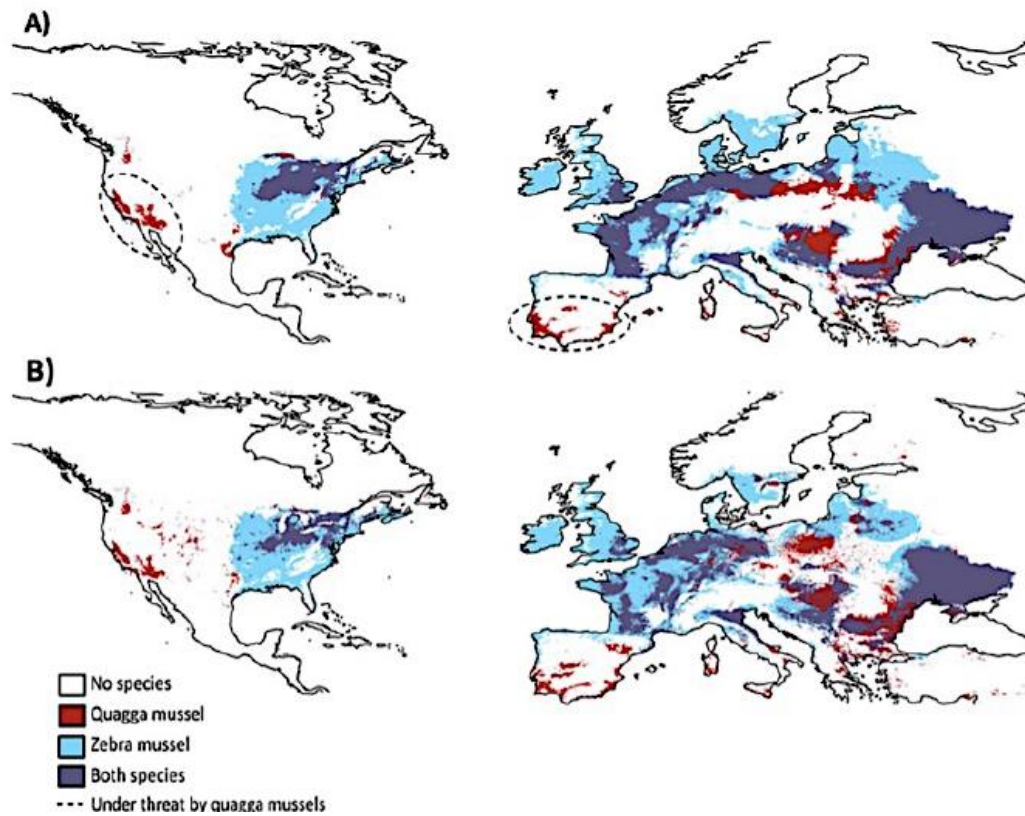


Figura 26. Modelos de distribución de especies calibrado con (A) datos ambientales (*i.e.* bioclimáticos, geográficos) y (B) datos ambientales y de factores relacionados con la dispersión (*i.e.* densidad poblacional, cercanía a puertos y presas). Las elipses con líneas interrumpidas resaltan las áreas aún no invadidas amenazadas por los mejillones quagga. Tomado de Quin *et al.* (2013).

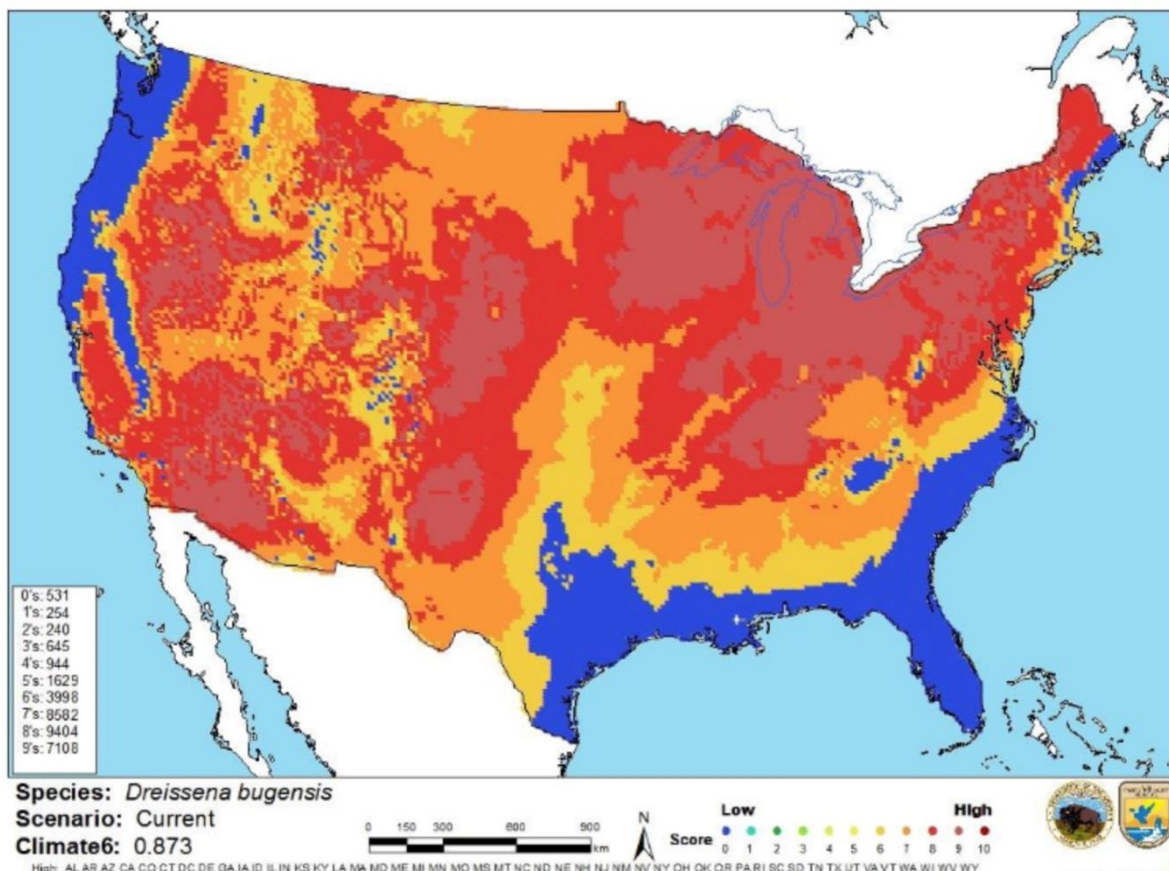


Figura 27. Modelado de nicho para el mejillón quagga. Tomado de: Quagga Mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) (USFWS, 2015).

6.2 Riesgo de establecimiento de los mejillones cebra y quagga

Generalmente las semejanzas entre las condiciones de los ecosistemas receptores y el ecosistema nativo de la especie invasora hacen más eficiente el proceso de adaptación y el establecimiento de estas especies. Y aunque este no es el caso entre el lugar de origen de ambas especies de mejillones y los ecosistemas mexicanos, en la actualidad ambos mejillones se han venido adaptando a las características de diversos ecosistemas en los Estados Unidos que presentan condiciones climáticas diferentes y más extremas que en Europa (McMahon, 1996), y que resultan más similares a las prevalecientes en México. Basta recordar que estas especies aparecieron en los Estados Unidos a mediados de la década de los 80s en la región de los Grandes Lagos, muy probablemente debido a la descarga de agua de lastre por parte de grandes cargueros procedentes de Europa (Carlton,

1993), y que esta zona contaba casualmente con condiciones climáticas y medioambientales notablemente similares al área de distribución nativa de los mejillones en Europa por lo cual se hizo inicialmente más eficaz su dispersión (Gallardo & Aldridge, 2013).

Para poner en perspectiva la velocidad de su desplazamiento se ha registrado en Europa que el mejillón quagga se desplaza a una velocidad de 120 km/año (rango 23–383 km/año) (Matthews *et al.*, 2014). Mientras que el mejillón cebrado desde 1986 cuando se introdujo en el Lago Erie, a 1993 incrementó su rango de distribución en más de 3,500 km hacia el sur (Benson, 2009). Por lo cual es de esperarse, que si llegaran a salir de la zona en donde aún se encuentran contenidos y dispersarse en territorio mexicano, su establecimiento probablemente sería exitoso debido a los atributos de invasión que presentan tales como la alta tasa de crecimiento, ciclos reproductivos cortos, alta fecundidad, gran longevidad, amplia tolerancia a un extenso intervalo de factores físicos y químicos, interacción exitosa con especies nativas y la alta capacidad de las larvas y los adultos de dispersarse río abajo (McMahon, 1991, 1996; Vanderploeg *et al.*, 2002). Esto sin contar diversas actividades humanas relacionadas con la pesca comercial y deportiva y el uso recreativo de botes, o por transporte accidental (Matthews *et al.*, 2014).

7. Vías de introducción

La dispersión de las especies más allá de su ámbito de distribución natural es una consecuencia significativa de la globalización y constituye actualmente una de las mayores amenazas a la biodiversidad (Vitousek *et al.*, 1997; Kolar & Lodge, 2001). En Norteamérica, contrariamente a lo que sucedió en Europa en donde los mejillones se dispersaron por la extensa red de canales que une a varias ciudades, la dispersión acelerada se debió principalmente a las actividades recreacionales, en donde los botes y aparejos de pesca jugaron un papel determinante como vectores para que los mejillones invadieran nuevos lagos (Minchin *et al.*, 2003). A pesar de que es evidente que el ser humano es la causa primaria de la creciente celeridad con la que se dispersan los dreisénidos invasores, no se

debe soslayar la robustez de estas especies ya que las larvas de estos mejillones son extremadamente resistentes, al grado de ser capaces de soportar la desecación fuera del agua por periodos de tiempo prolongados, hasta ser introducidas nuevamente a un nuevo cuerpo de agua (Ricciardi *et al.*, 1995a). Por otra parte, su capacidad de dispersarse de manera pasiva y de soportar los flujos importantes de agua, como los del Mississippi, al fijarse firmemente al sustrato por medio del biso, hacen más eficiente la dispersión de estas especies. Se ha reportado que sus larvas pueden desplazarse a distancias mayores a 300 km a través de los ríos (Bially & MacIsaac, 2000). Además, los juveniles y los adultos pueden separarse del sustrato, para ser arrastrados por distancias cortas y luego volver a unirse con nuevos hilos bisales, y los juveniles pueden desprenderse y desplazarse en el plancton, a veces navegando con los hilos bisales o arrastrándose en la parte inferior de la superficie de aire-agua (Carlton 1993; Martel 1993; Ackerman *et al.*, 1994). Los juveniles o adultos que se adhieren a las plantas acuáticas también pueden viajar distancias significativas cuando las partes de las plantas se rompen y flotan lejos, de la misma manera se dispersan recorriendo largas distancias al adherirse a algún objeto, o material flotante (troncos, basura, llantas y boyas), siendo arrastrados por el agua (Ram & McMahon, 1996). También se ha sugerido que los mejillones pueden dispersarse utilizando otros organismos como vectores (Johnson & Carlton, 1993). Así, se ha constatado que la dispersión natural aguas arriba o por tierra entre los cuerpos de agua puede ocurrir por medio de las aves (por ejemplo, cuando las larvas velígeras o mejillones pequeños se encuentran en el fango que se pega a las patas o plumas de las aves), y se ha postulado que si las aves llegasen a ingerir huevos o larvas, los trasladarían a otro cuerpo de agua al ser expulsadas junto con las heces del organismo (Johnson & Carlton, 1993). También se han reportado movimientos al unirse a otros organismos (por ejemplo, crustáceos o tortugas; Fig. 28) (Mackie & Schloesser, 1996; Matthews *et al.*, 2014; Berber *et al.*, 2018).



Figura 28. Especímenes del mejillón cebra sobre varias partes del cuerpo de un acocil. Tomado de <https://www.sleloinvasives.org/about-invasives/general-invasive-species-list/zebra-mussel-quagga-mussel/>.

Dentro de este contexto, también es importante considerar que la disponibilidad de propágulos será más elevada en aquellos lugares que presenten un mayor uso pesquero o recreativo (Carlton, 1993) como es el caso de distintos cuerpos de agua, principalmente presas, ubicados en la frontera de EE.UU.-México.

A pesar de que el agua de lastre es la causa de la introducción de los mejillones dreisénidos en Norteamérica, es poco probable que puedan llegar a México por este medio. Según la Secretaría de Comunicaciones y Transporte, existen 102 puertos en el país de los cuales solamente dos podrían considerarse riesgosos. Estos puertos son el de Minatitlán (en Veracruz) y el de Villa Hermosa (en Tabasco). El puerto de Minatitlán está ubicado en el Río Coatzacoalco que durante las temporadas lluvias (agosto a noviembre) tiene un dominio limnético, mientras que durante la época de sequía (enero a julio) se caracteriza por formar un estuario típico (Gozada & Páez, 1986). Así mismo, Tabasco es conocido por poseer una tercera parte del agua dulce de México (SEMAR, 2018), lo que permitiría el establecimiento de los mejillones.

También se ha reportado su uso previo como carnada en la pesca de perca (*Perca fluviatilis*) en Inglaterra (Aldridge *et al.*, 2004), además de que se suelen adherir a los contenedores de la carnada (Johnson *et al.*, 2001) y se ha sugerido la posible dispersión de adultos o juveniles adheridos a otros organismos que son utilizados como carnada, como acociles (Carlton, 1993).

8. Impactos

De manera general las especies exóticas invasoras generan diversos problemas ecológicos y económicos que repercuten en la composición de las comunidades y la diversidad de especies, producto de la depredación, competencia y transmisión de enfermedades, además de la alteración de los ciclos biogeoquímicos y el flujo de energía en los ecosistemas (McCoid, 1991; Walker & Vitousek, 1991).

La invasión del mejillón cebra en los Grandes Lagos es uno de los ejemplos más notorios en cuanto a modificaciones ecológicas y daños económicos (Herbert *et al.*, 1989; Pimentel *et al.*, 2000). En efecto, a pesar de la relativamente breve historia del mejillón cebra en Norteamérica, esta invasión ha tenido efectos dramáticos en los sistemas invadidos (MacIsaac, 1996) (Tabla 7). Desde el inicio de la invasión hasta la fecha, varios lagos y ríos de Norteamérica soportan altas densidades del mejillón cebra y en muchos casos la abundancia de las poblaciones ha crecido con el tiempo. Así, de acuerdo a Ricciardi *et al.* (1998) a finales de la década de 1990 se registraban más de 3,000 individuos/m², mientras que a inicios del 2000 Pimentel *et al.* (2000) mencionan densas agregaciones de hasta 70,000 mejillones/m². En otros países como Gran Bretaña se han registrado colonias de mejillón cebra de hasta 11,000 individuos/m² (Aldridge *et al.*, 2004). Por otra parte, Karatayev *et al.* (2002b) mencionan que el mejillón cebra puede constituir la mayor parte de la biomasa bentónica en ciertos cuerpos de agua, ya que al alcanzar densidades de hasta 750,000 individuos/m², están en ventaja con respecto a las especies nativas, puesto que su biomasa puede exceder 10 veces la de cualquier especie de invertebrado bentónico nativo.

Tabla 7. Ejemplos de cambios comunes que ocurren al establecerse una densa población de mejillones. Tomado de ANSIS (2007).

Parámetro	Cambio Típico
Transparencia del Agua	Aumenta
Partículas suspendidas	Disminuye
Materia orgánica	Disminuye
Mineralización de la materia orgánica	Aumenta
Fitoplancton	Disminuye en cantidad y clorofila
Producción primaria de fitoplancton	Disminuye
Bacterioplancton	Aumenta ligeramente en número
Macrófitas	Aumenta
Fitoperifiton y Fitobentos	Incrementos en cantidad, clorofila y producción primaria
Zooplancton	Disminución de la cantidad (cambios estructurales en la comunidad)
Zoobentos	Incrementos en la cantidad (cambios en estructuras taxonómicas y tróficas)
Ictiofauna	Incrementos en la cantidad de especies bentófagas

8.1 Impactos Ecológicos

• Modificación de las comunidades bentónicas

La invasión del mejillón cebra en aguas continentales genera cambios abióticos y bióticos importantes, tanto por efectos directos como indirectos (MacIsaac, 1996). Cuando esta especie se llega a establecer, presenta altas tasas de crecimiento y por lo general carece de depredadores naturales (Ram & McMahon, 1996), de tal manera que las comunidades de invertebrados bénticos tienden a cambiar dramáticamente en términos de biomasa, composición de especies y abundancia relativa de grupos funcionales (Karatayev *et al.*, 1997; Ricciardi *et al.*, 1997; Darrigran, 2002). Además, suele alterarse la complejidad del hábitat que normalmente provee refugio y alimento para otros organismos bentónicos (Burlakova *et al.*, 2012). En el oeste de Londres, Inglaterra se realizaron muestreos en diferentes sitios a lo largo del río Wroaysbury, y a pesar de la presencia del mejillón quagga no registraron cambios importantes en la riqueza y composición de especies, salvo en aquellas zonas con mayor densidad (media anual de 130 ind/m²) y biomasa de mejillones quagga (>90%), en donde se observó un pronunciado efecto negativo en las comunidades de invertebrados, sugiriendo que densidades similares serían suficientes para provocar una importante pérdida de taxa en los ríos de este país. Sobre todo al considerar que el éxito y la magnitud de los impactos causados por los mejillones tienden a variar temporalmente

(Mills *et al.*, 2017). La biota en la zona béntica-litoral tiende a aumentar o permanecer estable, aunque se registren cambios importantes en la composición de especies. El incremento de la claridad del agua y en la contribución a los hábitats asociados con el consumo de fitoplancton y la excreción de nutrientes en la interfaz sedimento-agua, proporcionaron recursos (energía solar, energía fija en forma de heces y pseudoheces y nutrientes solubles) de los que se benefician distintos de grupos nativos de flora y fauna asociados con hábitats béntico-litorales, a excepción de las especies nativas que se alimentan por filtración. Estos cambios generalmente benefician a taxa de tamaño importante como sanguijuelas, anfípodos y gasterópodos, y por supuesto a las propias colonias de mejillones que llegan a constituir hasta 95% de la biomasa. Igualmente se incrementa la biomasa de algas bentónicas y macrófitas por efectos indirectos (mayor cantidad de luz y nutrientes aportados por la alimentación y metabolismo de los dreisénidos) y cambios directos en la composición del zoobentos (Higgins & Vander Zanden, 2010). El incrustamiento físico de los uniónidos vivos por los dreisénidos es una de las principales consecuencias de las invasiones de los mejillones. Las colonias de dreisénidos dominan muy rápidamente en número y sofocan a los uniónidos, restringen la filtración y el movimiento, reducen su salud y generan en consecuencia altas tasas de mortalidad y, en algunos casos, extinciones locales (Ricciardi *et al.*, 1997). En segundo lugar, incluso cuando no se producen incrustaciones físicas, la abundancia de uniónidos disminuye debido a las grandes reducciones en el fitoplancton (Strayer & Malcom, 2007). Estos grandes descensos en la abundancia y diversidad de los unionidos son preocupantes, ya que la mayor parte de las poblaciones de uniónidos se encuentran afectadas por la sobreexplotación y la pérdida o degradación del hábitat, por lo que se consideran entre los grupos de fauna más amenazados de América del Norte (Ricciardi *et al.*, 1998) (Ver sección 8.2).

Un efecto poco documentado de la invasión de los mejillones dreisénidos es el incremento dramático de bacterias (>2000%) en los sedimentos alrededor de las colonias de mejillones (Higgins & Vander Zanden, 2010).

- **Modificación en la dinámica de los nutrientes bentónicos**

Los bivalvos pueden modificar los recursos bentónicos a través de interacciones tróficas e ingeniería de su hábitat. Los mejillones dreisénidos ejercen cambios en la composición del sedimento que probablemente generan efectos en cascada para afectar el medio redox y los ciclos biogeoquímicos de nitrógeno (N) y carbono (C) (Bruesewitz *et al.*, 2006). A este respecto, Smith *et al.* (2018) sugieren que estos organismos pueden alterar la composición geoquímica de los sedimentos y la abundancia de organismos asociados al fondo. Por otra parte, en las zonas con importantes poblaciones de estas especies invasoras, se generan grandes cantidades de pseudoheces acumuladas las cuales se precipitan al fondo de los cuerpos de agua provocando cambios en la energía desde la zona pelágica a la zona bentónica (Griffiths, 1993). Adicionalmente, las conchas vacías dejadas por los mejillones al morir provocan un consumo importante del oxígeno bentónico. Turner (2010) sugiere que las conchas pueden servir como depósito para materiales en descomposición o como sustrato para el desarrollo de biopelículas bacterianas. A pesar de que la demanda de oxígeno debido a las conchas vacías sea menor al consumo directo por los mejillones, al acumularse y constituir una biomasa importante, podrían provocar un efecto significativo en las comunidades bentónicas, aún en las áreas en las que no habiten mejillones vivos (Zaiko *et al.*, 2009). Por otra parte, se demostró que los mejillones cebra eliminaron los metales de la columna de agua del lago Erie y los depositaron en el fondo en grandes concentraciones (Klerks *et al.*, 1996).

- **Impactos sobre la columna de agua**

Filtración

Dentro de los impactos causados por la alta eficiencia en la filtración de los dreisénidos destaca la alteración de las redes tróficas acuáticas, desde la zona pelágica hasta la bentónica (Karatayev *et al.*, 1997; Strayer *et al.*, 1999; Zhu *et al.*, 2006). Gracias a su alta capacidad de filtración, los mejillones incrementan sustancialmente la claridad del agua al remover arcilla, limo, bacterias, fitoplancton y zooplancton de pequeño tamaño lo que posteriormente afecta directamente la nutrición de algunas larvas de peces (Fahnenstiel *et*

al., 1995a; Fahnenstiel *et al.*, 1995b). Así, esta reducción en el plancton puede afectar el crecimiento y el estado de salud de peces que en alguna etapa de su desarrollo son planctívoros (MacIsaac, 1996).

Los mejillones adultos, así como el zooplancton de gran tamaño, se alimentan de fitoplancton y zooplancton pequeño; la competencia entre estos componentes de la fauna genera una disminución en las comunidades de microplancton e impactan la estructura del ecosistema (Wong *et al.*, 2003). Como resultado de la reducción de las poblaciones de fitoplancton, otros organismos como ciertas diatomeas, y las cianobacterias tienden a proliferar (Ackerman *et al.*, 2001; Bykova *et al.*, 2006).

El efecto de la clarificación producto de la remoción de plancton incrementa significativamente la transmisión de luz, con el consecuente crecimiento de plantas bénticas oportunistas que pueden cambiar la composición de las especies dominantes, y generar nuevos hábitats para algunos invertebrados, como ninfas de insectos tricópteros (Herbert *et al.*, 1991; MacIsaac, 1996; Mackie, 1999; Aldridge *et al.*, 2004). En el río Hudson se demostró que *D. polymorpha* causó daños directos a las especies pelágicas reduciendo su abundancia en 28%, además de provocar un descenso de 17% en su tasa de crecimiento (Strayer *et al.*, 2004). Por otra parte, generaron impactos indirectos a otros bivalvos a través del aclaramiento de la columna de agua por una filtración máxima de fitoplancton, contribuyendo al incremento de la abundancia de otras especies bentónicas (Caraco *et al.*, 1997). Además, el incremento de energía solar en los lagos afecta la profundidad de la termoclina, reduciendo el volumen del hipolimnion, aumentando consecuentemente la anoxia de agua profundas y disminuyendo el hábitat de agua fría para algunas especies de peces (Therriault *et al.*, 2012). A esto hay que sumar que la transformación de agua turbia en agua clara por el efecto filtrador de los mejillones no solo resulta en impactos ecológicos severos, sino también en impactos socioeconómicos por la afectación de las pesquerías comerciales y deportivas (Pimentel *et al.*, 2000).

Facilitación de otras invasiones

En los Grandes Lagos (Lago Huron y Lago Erie) se pudo constatar que los mejillones cebrá al momento de filtrar rechazaban de manera selectiva las cianobacterias de la especie *Microcystis aeruginosa*, ya que las expulsaban de nuevo al agua en forma de pseudoheces. Esta acción permitía al mismo tiempo que los competidores de *M. aeruginosa* fueran eliminados, lo que impulsaba los florecimientos y la dominancia de estas cianobacterias, que a niveles elevados pueden resultar tóxicas para otras especies acuáticas (Vanderploeg *et al.*, 2001). Adicionalmente los residuos excretados de los mejillones son ricos en nutrientes (amoníaco y fósforo) derivado de sus alimentos fitoplanctónicos, y estos nutrientes, a su vez, contribuyen a fertilizar el crecimiento del fitoplancton, y de manera especial el crecimiento de *M. aeruginosa* (Jarvis *et al.*, 2000). De esta manera, se demostró con muestras de 61 lagos de Michigan que *M. aeruginosa* podía crecer aún cuando no existieran grandes concentraciones de fósforo, ya que las aportaciones realizadas por el mejillón eran suficientes (Raikow *et al.*, 2004). Este comportamiento también explica porque tres veranos después de establecerse el mejillón en la bahía de Saginaw (Lago Huron) las colonias de *M. aeruginosa* se volvieron abundantes. Sarnelle *et al.* (2005) concluyeron que la abundancia de *M. aeruginosa* era 3.6 veces mayor en los lagos invadidos que en los lagos sin mejillones cebrá.

Alteración de nutrientes en la columna de agua

Una explicación para la dominancia de las cianobacterias en los lagos con abundancia de mejillones es que los dreisénidos pueden generar proporciones de nutrientes favorables (baja tasa de N / P y N / Si) para el incremento de floraciones de cianobacterias en lagos. Arnott & Vanni (1996) pudieron constatar que los mejillones cebrá excretaban nutrientes en tasas de N/P < 20, mientras que los mejillones más pequeños excretaban aún más P en relación con N. A este respecto, Arnott & Vanni (1996) calcularon que la excreción de fosfatos por el mejillón cebrá constituía una gran porción del flujo del fósforo en el Lago Erie. Por otra parte, la filtración en la columna de agua remueve nutrientes asociados con partículas y plancton, con lo que se podría remover el nitrógeno de manera preferencial,

como amonio absorbido a partículas, favoreciendo las bajas tasas N/P. Se ha postulado que, así como aumentan los depósitos de carbono en el sedimento después de la invasión de los mejillones también se deposita nitrógeno unido a partículas orgánicas, intensificando la remineralización y el procesamiento del nitrógeno en los sedimentos. Recientemente, se ha demostrado el aumento de la desnitrificación en relación con las colonias establecida de mejillón cebra (Bruesewitz *et al.*, 2006). Dado que la desnitrificación representa el único sumidero permanente en el ciclo del nitrógeno para los sistemas acuáticos, el aumento de la desnitrificación podría alterar la disponibilidad de N / P de una manera que favorezca el crecimiento de cianobacterias sobre otras especies de fitoplancton (Bykova *et al.*, 2006).

Si bien los mejillones dreisénidos influyen directamente en el ciclo del N a través de la producción de desechos, con tasas de excreción de N del mejillón cebra entre las más altas reportadas para cualquier animal (Vanni, 2002). Se ha demostrado que la excreción de amonio (NH_4^+) por los mejillones de cebra mejora la mineralización del NH_4^+ y aumenta las concentraciones de NH_4^+ del agua intersticial. La nitrificación, entendida como la oxidación microbiana de NH_4^+ a nitratos (NO_3^-), puede aumentar en presencia de mejillones cebra debido a la mayor disponibilidad de NH_4^+ (Lavrentyev *et al.*, 2000). Además, debido a las condiciones anaeróbicas y la acumulación de pseudoheces ricas en carbono depositadas en los sedimentos que subyacen en los lechos de mejillones de cebra, es probable que se favorezca al mismo tiempo la desnitrificación (es decir, reducción microbiana de NO_3^- a óxido nitroso gaseoso N_2O y dinitrógeno N_2) a tasas más altas que en los sedimentos de cuerpos de agua no invadidos, particularmente en invierno (Bruesewitz *et al.*, 2006). En relación con esto, se ha reportado que en cuerpos de agua naturales el 50% del carbono orgánico disuelto, podría atribuirse a la ingesta del mejillón cebra (Roditi *et al.*, 2000). Adicionalmente, la respiración de estos mejillones disminuye la concentración de oxígeno disuelto en el agua, en donde pueden sobrevivir sin problema debido a su importante resistencia a las bajas concentraciones de oxígeno disuelto (Effler *et al.*, 1996). Así, al presentarse densas colonias de mejillones, como en algunas porciones de los Grandes Lagos, se puede generar anoxia y se pueden concentrar importantes cantidades de materia orgánica debajo de los lechos de mejillones propiciando la desnitrificación.

Afectaciones a los peces

La mayoría de los peces obtienen su energía de ambientes pelágicos y bentónicos; esta habilidad para utilizar ambas fuentes de recursos compensa a las especies individuales de los impactos dramáticos de las invasiones de los dreisénidos en niveles tróficos bajos. En contraste, la incapacidad de algunas especies de peces (por ejemplo, los planctívoros obligados o los peces bentónicos de aguas profundas) para utilizar completamente la vía energética bentónico-litoral puede dar lugar a disminuciones en la condición corporal, la reproducción y el reclutamiento. Por lo tanto, las respuestas de las comunidades de peces a las invasiones de dreisénidos dependerán de la magnitud de los cambios ecológicos y de la capacidad de los peces para responder a tales cambios. Cualitativamente, los informes de los efectos de la dreisénidos en los indicadores de salud de los peces, la dinámica poblacional y la estructura de las comunidades generalmente respaldan la expectativa de que las especies de planctívoros obligados o bentívoros de aguas profundas se verían afectadas negativamente y las especies bentico-litorales tendrían efectos neutros o positivos (Higgins & Vander Zanden, 2010).

Otro problema importante en los Grandes Lagos ha sido la muerte temprana de peces por deficiencia de tiamina (Vitamina B₁), afectando principalmente a las poblaciones de salmónidos (Honeyfield *et al.*, 1998; Fitzsimons *et al.*, 1999; Wolgamood *et al.*, 2005). Este problema se presenta cuando los peces tienen un exceso de tiaminasa (enzima que degrada la tiamina). Los peces pueden obtener la tiaminasa de tres diferentes maneras, por la microflora bacteriana en su intestino, por la producción natural de esta enzima, o por la adquisición de la enzima a través de la dieta (Tillitt *et al.*, 2005). Se ha hipotetizado que este último método es la causa de este problema y que está relacionado con la importante actividad de tiaminasa de los mejillones cebrá y quagga que es de 5 a 100 veces mayor que las observadas en peces de los Grandes Lagos, siendo el mejillón quagga el que posee una mayor actividad de la enzima. Esto sugiere que los mejillones alteran la dinámica de la tiaminasa en ecosistemas acuáticos, afectando directamente a los peces y muy

posiblemente afectando las redes tróficas en las comunidades bentónicas (Tillitt *et al.*, 2009).

8.2 Especies sensibles

Hasta la fecha los efectos negativos del mejillón cebra registrados en Europa no han sido de la misma magnitud que en Norteamérica (Ram y McMahon, 1996; Ricciardi *et al.*, 1998; Hallstan *et al.*, 2010). Dentro de este contexto, el tamaño poblacional de los mejillones dreisénidos ha sido uno de los factores clave para desencadenar sus efectos negativos sobre los ecosistemas, y en relación con esto los lagos de Norteamérica tienden a contener densidades poblacionales mucho más elevadas que las registradas en los lagos de Europa (Ricciardi *et al.*, 1998). Debido a la competencia potencial por nichos similares, los mejillones nativos de agua dulce están considerados como el grupo más amenazados, y en particular el orden Unionida al que pertenecen el 72% de estos moluscos (Lopes-Lima *et al.*, 2018), aunado a que el 70% de los miembros de la familia Unionidae, son los de mayor preocupación por encontrarse bajo alguna categoría de riesgo (Bogan, 1993; Strayer *et al.*, 2004; Warren & Haag, 2005; Jones *et al.*, 2006a). Esta situación es aún más crítica en Norteamérica, ya que es en esta región en donde existe la mayor diversidad mundial de almejas de agua dulce (Unionidae) (Fig. 29), representada por más de 297 especies, de las cuales el 67% están amenazadas y 8% están probablemente extintas (Ricciardi *et al.*, 1998; Lopes-Lima *et al.*, 2018). Como otros organismos, los uniónidos experimentan descensos poblacionales repentinos y estas pérdidas son atribuidas a causas como la degradación o alteración del hábitat (contaminación, canalización y embalse de ríos), las cuales son causas primarias de extinción y desde luego a las especies invasoras, que son uno de los factores de mayor preocupación (Richter *et al.*, 1997; Ricciardi *et al.*, 1998; Vaughn & Taylor, 1999; Burlakova *et al.*, 2000; Garner & McGregor, 2001; Strayer *et al.*, 2004; Aldridge *et al.*, 2004). Dentro de éstas últimas destacan por supuesto los mejillones cebra y quagga ya que la disminución de las poblaciones de uniónidos de diversos cuerpos de agua de América del Norte, así como de otros moluscos nativos se ha relacionado con la abundancia de los dreisénidos y las incrustaciones y competencia causadas por estos (Schloesser *et al.*, 1996;

Ricciardi *et al.*, 1998; Strayer, 1999). A esto hay que sumar el uso comercial o cultural de los moluscos nativos. Por ejemplo, Naranjo (2003) señala que anteriormente, se producía cal quemando las conchas de bivalvos unionidos y se empleaba para elaborar tortillas en Los Tuxtlas, Veracruz.

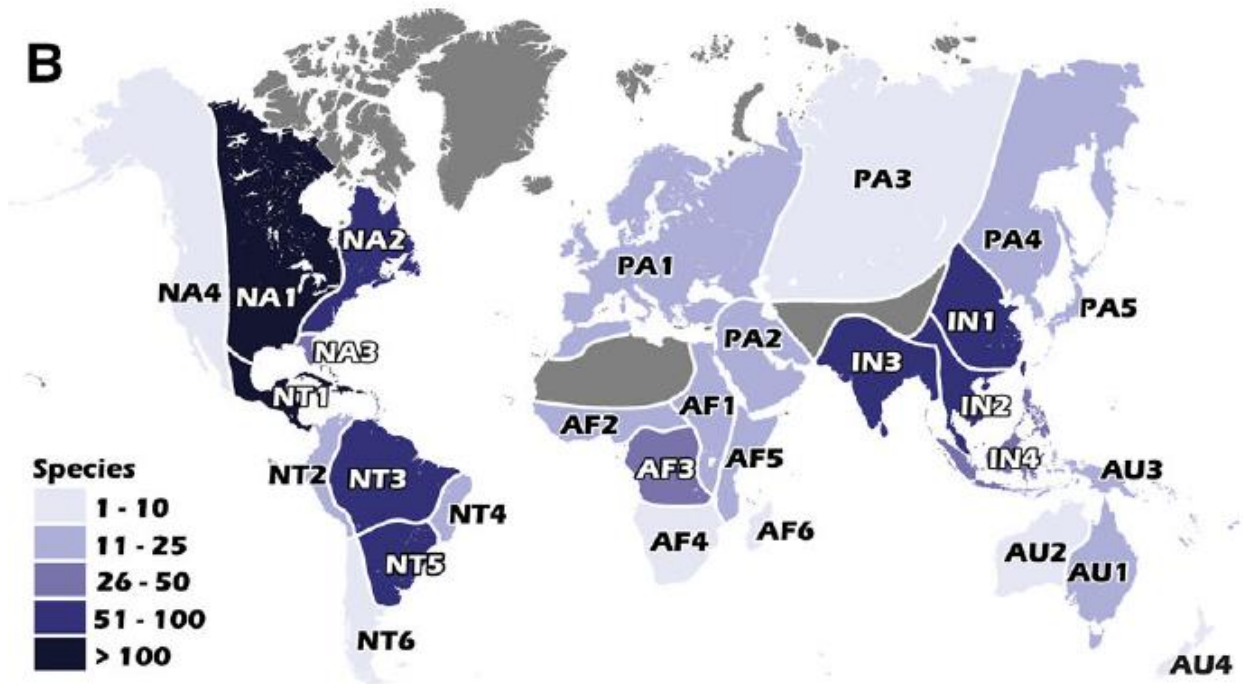


Figura 29. Diversidad de unionidos por ecorregiones. Mapa obtenido de Lopes-Lima *et al.*, (2018). Regiones: NA Neártica, NT Neotropical, PA Paleártica, AF Afrotropical, IN Indomalaya, AU Australiana. Las áreas en gris representan los glaciares y desiertos que carecen de bivalvos.

Al haber evolucionado sin la presencia de un organismo dominante con las características de las especies de *Dreissena*, los mejillones de agua dulce de Norteamérica no desarrollaron ningún mecanismo adaptativo que pudiera mitigar sus efectos (Ricciardi, 2003). En efecto, los unionidos adultos viven parcialmente enterrados en el sedimento de lagos y ríos con la parte posterior de la concha expuesta a la columna de agua, lo que desafortunadamente provee una superficie adecuada para su colonización por dreisénidos al ser estos últimos de menor tamaño (Fig. 30) (Ricciardi *et al.*, 1998). El hábitat en el que abunda el mejillón cebrado en los Grandes Lagos incluye bahías y afluentes ricos en nutrientes que es donde se

encuentran los uniónidos (Sherman *et al.*, 2013). A este respecto, se ha reportado que como consecuencia de la infestación por cada 100-200 mejillones cebra de tamaño regular muere un uniónido, aunque se ha observado que en ocasiones diez pueden ser suficientes si estos tienen un gran tamaño (Ricciardi *et al.*, 1996; Schloesser *et al.*, 1996). La infestación de *D. polymorpha* se cree que perjudica la actividad metabólica (respiración, digestión y excreción) y locomoción de uniónidos, de tal forma que agota sus reservas energéticas, hasta causarles la muerte (Haag *et al.*, 1993). En contraste con esta hipótesis, Strayer & Smith (1996) sugieren que el daño provocado a los uniónidos es debido a la competencia tanto por alimento como por espacio, descartando la idea de muerte por infestación.



Figura 30. Uniónido nativo de Norteamérica infestado por mejillones cebra. Foto tomada por Smith, B.R. (https://www.researchgate.net/figure/Native-unionid-mussel-infested-with-zebra-mussels-Photo-by-B-R-Smith_fig1_277359067)

Sin embargo, los recientes niveles de infestación de uniónidos por las especies de *Dreissena* son mucho más bajos que en los inicios de 1990, cuando superaban los 200 dreisénidos/uniónido (Haag *et al.*, 1993; Gills & Mackie, 1994). Por ejemplo, en el lago Simcoe, Ontario, se han estado reportando de 2 a 8 mejillones cebra por uniónido (Mackie

& Schloesser, 1996). Se ha previsto que la tendencia en Norteamérica y Europa de los impactos de los dreisénidos hacia los uniónidos disminuya con el tiempo (Karatayev *et al.*, 1997; Burlakova *et al.*, 2000; Karatayev *et al.*, 2002a; Strayer & Malcom, 2007; Bódis *et al.*, 2014; Lucy *et al.*, 2014). Un estudio reciente indica que los lagos Erie, Ontario, y St. Clair, el río Detroit, y los lagos interiores de Michigan en los que habitan los mejillones cebrá y quagga se han reducido las infestaciones en los uniónidos (Burlakova *et al.*, 2018). A pesar de que los uniónidos frecuentemente son utilizados como sustratos por los dreisénidos, los mejillones quagga tienden a colonizar sus conchas significativamente menos que los cebrá (Conn & Conn, 1993; Ricciardi *et al.*, 1996; Silayeva & Potasov, 2005; Sherman *et al.*, 2013). Con relación a lo anterior, se ha argumentado que la supervivencia de los quagga adheridos a los uniónidos puede ser menor debido a la presión de los predadores, debido a que resisten menos que los mejillones cebrá por tener conchas más delgadas (Bowers *et al.*, 2005; Casper & Johnson, 2010). Por otra parte, al estar los mejillones quagga desplazando en la mayoría de las regiones a los cebrá, se esperaría menos daño a los uniónidos.

Algunos investigadores han buscado una relación entre la taxonomía o la historia de vida de los uniónidos con su vulnerabilidad a la infestación por dreisénidos. Por ejemplo, se sugirió que las especies de concha gruesa (*e.g.*, las sub-familias Amblemini, Pleurobemini y Quadrulini) son más tolerantes a las incrustaciones de dreisénidos que la sub-familia Anodontinae de concha delgada (Haag *et al.*, 1993). También se observó que aquellas especies con periodos reproductivos más largos (*e.g.*, Anodontinae y Lampsilini) son más susceptibles al impacto de las especies de *Dreissena* que las especies con periodos reproductivos cortos (*e.g.*, Amblemini, Pleurobemini y Quadrulini) (Strayer & Smith, 1996; Schloesser *et al.*, 2006).

Los mejillones de agua dulce son valiosos como recurso comercial, como indicadores de salud ambiental acuática y como un amplio componente de biodiversidad mundial de aguadulce, de aquí que la conservación de estos organismos deba ser atendida inmediatamente (Williams *et al.*, 1993). En respuesta a esta situación, se han propuesto diferentes medidas para su conservación y protección, como la remoción manual de dreisénidos o el uso de desinfectantes, pero estos métodos resultan tardados o costoso, lo

que ha llevado a sugerir la selección de zonas específicas como refugio para la relocalización de poblaciones de uniónidios en peligro (Waller & Fisher, 1998; Hallac & Marsden, 2001; Newton *et al.*, 2001).

8.3 Amenazas interconectadas

Por otra parte, la almeja asiática *Corbicula fluminea*, actualmente con una distribución más amplia que la de los dreisénidos en los ríos de los EE. UU. (46 estados y Puerto Rico), se viene a sumar a las amenazas que representan éstos últimos ya que tiene la habilidad de prosperar en condiciones ambientales no adecuadas para otros bivalvos, y aunque compite con los moluscos nativos esta especie parece no afectar significativamente la abundancia o distribución de uniónidios (Leff *et al.*, 1990). De hecho, se ha observado que *C. fluminea* puede coexistir con ensambles densos y diversos de uniónidios (Miller & Payne, 1993). Sin embargo, provocan daños a la infraestructura similares a los dreisénidos tales como obstrucción de tuberías, bioincrustaciones, problemas en canales de irrigación y se han tenido que cerrar temporalmente varios reactores nucleares para remover a *C. fluminea* de los sistemas de enfriamiento (Foster *et al.*, 2019). La gran extensión que ocupan actualmente está relacionada con múltiples vías de introducción (como carnada, asociados a especies para acuicultura, introducciones intencionales de personas que las consumen).

8.4 Interacciones entre especies Ponto-Caspianas (otras facilitaciones)

Entre 1985 y 2000, se introdujeron más de 145 especies exóticas a los Grandes Lagos por medio de agua de lastre. Al menos el 70% eran nativas de las regiones Ponto-Caspianas, entre ellas *D. polymorpha* y *D. bugensis*. Estas invasiones perturbaron el hábitat, alteraron las redes alimenticias y provocaron la extinción de especies nativas (Ricciardi & MacIsaac, 2000; Reid & Orlova, 2002). Muchas de estas invasiones se vieron facilitadas por la presencia de ambos mejillones deisénidos. En efecto, los lechos de mejillones constituyen un hábitat idóneo para una gran variedad de macroinvertebrados, lo que incrementa considerablemente su abundancia y provee una protección efectiva contra depredadores (Palmer & Ricciardi, 2005; Kobak *et al.*, 2014). Particularmente para aquellas especies que

están adaptadas para alimentarse en este tipo de hábitats, por lo que se verán positivamente afectadas. Un claro ejemplo son los peces góbidos, *Babka gymnotrachelus* y *Proterorhinus semilunares* (Kobak *et al.*, 2016).

El anfípodo Euroasiático, *Echinogammarus ischnus* es otro ejemplo, ya que ha desplazado por completo al anfípodo nativo *Gammarus fasciatus* en varios lagos. Este hecho, se ha relacionado con la presencia de los lechos de mejillón cebra, que han servido como refugio para los anfípodos invasores, mientras quedan desprotegidos los anfípodos nativos contra depredadores (Nalepa *et al.*, 2001; Palmer & Ricciardi, 2005). No obstante, Krestup & Ricciardi (2009) sugieren que la depredación no es un factor que haya favorecido este desplazamiento, sino más bien estaría mediado por factores abióticos, lo que favorecería a las especies Ponto-Caspianas por sus amplios rangos de tolerancia (como se señaló en la sección 8.1).

Actualmente, la expansión de una nueva especie invasora exótica constituye un alto riesgo de introducción en Norteamérica por agua de lastre. Se trata del anfípodo *Dikerogammarus villosus*, también conocido como el camarón asesino, originario de las regiones Ponto-Caspianas, que se ha expandido rápidamente a lo largo del centro y oeste de Europa (Jermacz & Kobak, 2018). La reciente dispersión de este organismo, posterior a la de los dréisenidos, sugiere que el mejillón cebra ha facilitado su invasión. El camarón asesino muestra una gran preferencia por establecerse en los lechos de los mejillones cebra como respuesta a una atracción química. Ventajosamente para este organismo, el mejillón cebra le provee un sustrato y refugio adecuado para su desarrollo (Rolla *et al.*, 2019). A pesar de que diversos anfípodos invasores se han encontrado relacionados con el mejillón (*Chelicorophium curvispinum*, *C. robustum*, *Dikerogammarus haemobaphes* y *Echinogammarus trichiatus*), *D. villosus* ha resultado ser el más nocivo para los ecosistemas (Marescaux *et al.*, 2016). Efectivamente, el camarón asesino ha generado diversos impactos negativos en la fauna y flora de los sitios que ha invadido debido principalmente a su potencial de depredación (Gergs & Rothhaupt, 2015). Estudios de microcosmos han revelado que la introducción de *D. villosus* en Norteamérica, resultaría en el declive de poblaciones de anfípodos nativos (Dick *et al.*, 2000; 2002). Igualmente, este organismo

podría facilitar la invasión del mejillón, ya que en Bulgaria, se reporta una relación de foresis entre ambas especies (Fig. 31) (Kenderov, 2017).



Figura 31. El camarón asesino, *Dikerogammarus villosus*, transportando un mejillón cebra, *Dreissena polymorpha*, adherido a su dorso. Tomado de Kenderov (2017).

8.5 Impactos sanitarios

Dentro de los diferentes impactos provocados por estas especies destacan los problemas sanitarios, incluyendo daños a la salud humana. Dentro de este contexto, los mejillones cebra, producto de su filtración no selectiva, acumulan contaminantes como los bifenilos policlorados (PCB) y los polibromodifenil éteres (PBDEs), ya que filtran el agua y absorben las algas, así como partículas de sedimento suspendidas que tienen contaminantes asociados. Consecuentemente sus tejidos acumulan y almacenan algunos de los contaminantes, aunque algunos se difunden por medio de las heces y terminan acumulándose en el sedimento del fondo (Jarvis *et al.*, 2000). De acuerdo con la literatura, se ha encontrado una mayor acumulación de PCBs en los tejidos del mejillón quagga en comparación con el mejillón cebra (Richman & Somers, 2005; Schäfer *et al.*, 2012). A pesar

de que los rangos de filtración entre ambas especies son diferentes, es posible que estas varíen en su tasa de filtración y en su tasa de asimilación de alimento en el tiempo (circadiano y circanual). Esto tiene relación con la cantidad de lípidos presente en ambas especies, registrándose un mayor porcentaje en *D. bugensis* que en *D. polymorpha*, por lo que se favorece la bioacumulación de contaminantes lipofílicos como PCB y PBDEs (Schäfer *et al.*, 2012; Evariste *et al.*, 2018). Durante el periodo reproductivo la acumulación de lípidos es muy importante, particularmente en las hembras durante el proceso de vitelogénesis, mientras que los periodos posteriores al desove están asociados a un bajo contenido de lípidos en el tejido de los dreisénidos (Palais *et al.*, 2011; Lazzara *et al.*, 2012). En conclusión, los lípidos contenidos en el tejido pueden fluctuar y directamente influenciar la acumulación de componentes lipofílicos en los mejillones de acuerdo a la temporada. De esta manera, se considera que los eventos de desove actúan como fases de descontaminación durante el ciclo anual de los dreisénidos (Binelli *et al.*, 2001; Faria *et al.*, 2014).

Adicionalmente, el mejillón cebra puede funcionar como especie clave e impactar todos los niveles tróficos (MacIsaac, 1996). Esto implica que cuando se tienen invasiones significativas las poblaciones llegan a ser tan abundantes que pueden producir grandes cantidades de heces y pseudoheces contaminadas y estas pueden ser consumidas por invertebrados bentónicos como *Gammarus fasciatus*, crustáceo en el cual se pudo constatar la biomagnificación de bifenilos policlorados (PCB) indicando que la concentración de contaminantes en heces o pseudoheces de mejillón cebra puede transferirse a otros niveles tróficos (Bruner *et al.*, 1994). Desafortunadamente estos crustáceos son, a su vez, alimento importante para diferentes especies de peces, que terminarán adquiriendo los contaminantes. Finalmente, estos contaminantes al ser transferidos a redes alimenticias superiores, tales como aves, peces y crustáceos, pueden reducir su éxito reproductivo (MacIsaac, 1996; Gossiaux *et al.*, 1998; Jarvis *et al.*, 2000).

Los mejillones cebra y quagga difícilmente podrían utilizarse para consumo humano, principalmente debido a su diminuto tamaño, además de los riesgos sanitarios que implica para el humano ya que pueden ser vectores de patógenos nocivos y en ocasiones se

asientan en localidades con altas concentraciones de contaminantes y los pueden bioacumular (Graczyk *et al.*, 2003).

En resumen, los impactos de los dreisénidos se estructuran a través de dos vías de energía dominantes (Fig. 32). La primera es una vía de pelágico - profunda, en donde la energía fijada por el fitoplancton se canaliza a uno o más gremios tróficos de zooplancton, o como detritus a zoobentos profundos. La biota asociada con esta vía disminuye ampliamente luego de la invasión de los dreisénidos. La segunda es una vía litoral - bentónica, en la que los detritos y la energía fijados por los autótrofos bentónicos se canalizan al zoobentos. La biota asociada con esta vía de energía litoral-bentónica generalmente aumenta después de la invasión de los dreisénidos.

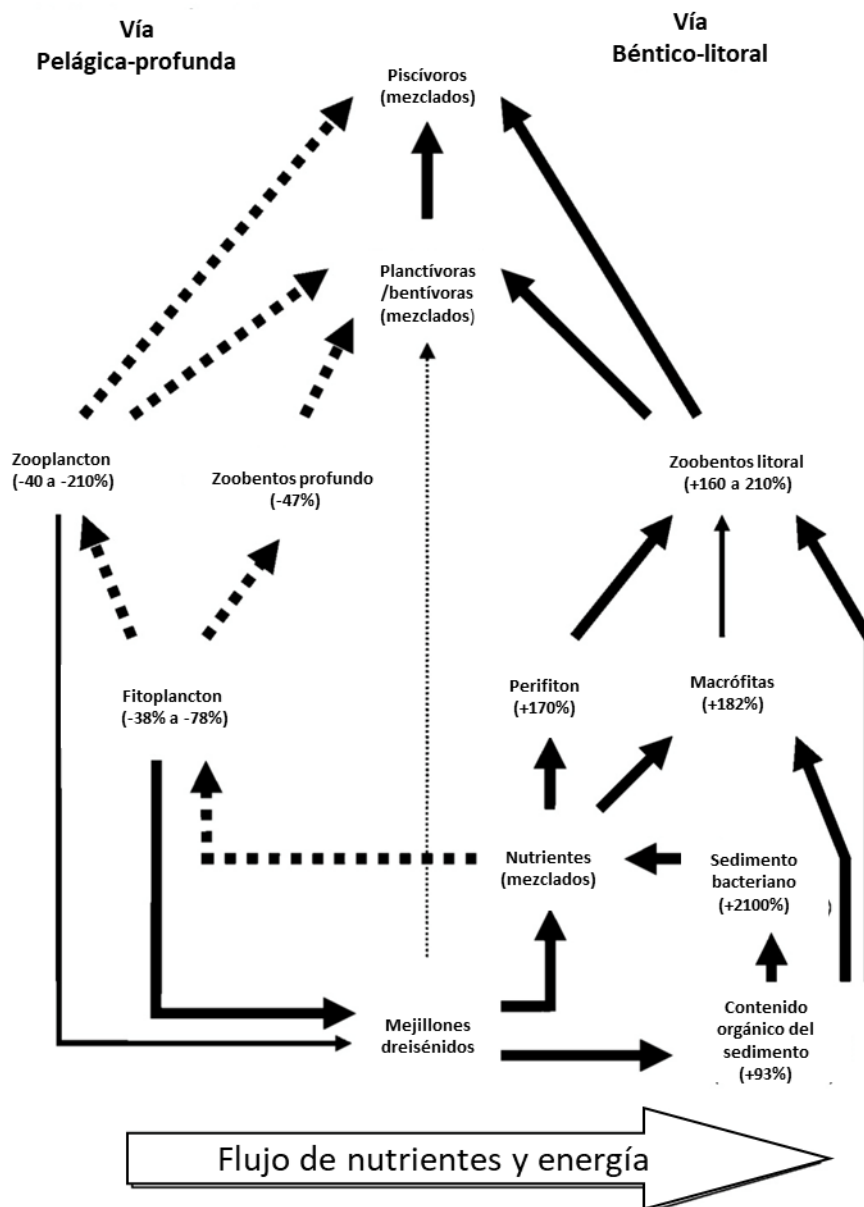


Figura 32. Cambios inducidos por los dreisénidos en las vías de energía dominantes de los ecosistemas de agua dulce. Las flechas representan la dirección del flujo de energía. Las líneas continuas representan una mayor abundancia después de la invasión de los dreisénidos, mientras que las líneas discontinuas representan una disminución de la abundancia. Los valores representan el cambio porcentual medio en los valores de los parámetros para diferentes grupos u organismos entre los períodos de invasión pre y post-dreisénidos. Tomado de Higgins & Vander Zanden (2010).

8.6 Impactos Económicos

Las invasiones de los mejillones en estructuras de instalaciones industriales tales como, centrales hidroeléctricas y nucleares, plantas distribuidoras de agua, plantas de tratamiento de aguas y sistemas de riego, traen como resultado la pérdida de capacidad hidráulica, la obstrucción de filtros y válvulas, e implican el dañino problema de la remoción de las conchas, provocando pérdidas millonarias (Clarke, 1952; Herbert *et al.*, 1989; Mackie *et al.*, 1989; McMahon & Tsou, 1990). Uno de los mayores problemas ocasionados por ambas especies de mejillones es su capacidad para obstruir las tuberías (Fig. 33), esto es porque se adhieren y crecen en el interior, en tal cantidad que el flujo de agua se restringe en gran medida o se bloquea por completo (Pollux *et al.*, 2003). Esta restricción del flujo de agua reduce la entrada en intercambiadores de calor, condensadores, equipos de extinción de incendios y aire acondicionado, así como en equipos de enfriamiento (Jenner & Janssen-Mommen, 1993; MacIsaac, 1996; Pimentel *et al.*, 2000).

Además, la continua fijación de mejillones puede causar corrosión en hierro, acero y concreto, afectando su integridad estructural. Con relación a lo anterior, la infestación de estos bivalvos está causando pérdidas económicas millonarias. Tan solo en los Grandes Lagos en el período 1993-1999 el costó a la industria energética fue de USD \$ 3.1 mil millones, con un impacto económico total en industrias, negocios y comunidades de más de USD \$ 5 mil millones (Idaho Aquatic Nuisance Species Taskforce, 2009).

De acuerdo con Mackie (1999) estos impactos podrían dividirse en cuatro grandes grupos.

1. Impactos a la industria y la infraestructura. Destrucción de rejillas y filtros de presas hidroeléctricas, así como también de circuitos de refrigeración energética. En tuberías y conductos domésticos e industriales, la acumulación de mejillones cebra provocan la disminución del flujo de agua y corrosión (en caso de ser de hierro o aluminio).
2. Contaminación y cambios en la composición fisicoquímica del agua tras la muerte de los bivalvos.
3. Inutilización de redes de pesca, mantenidas en el agua durante largos periodos de tiempo.

4. Incrustación y recubrimiento de colonias de mejillones en los cascos y motores de barcos, botes de recreación y pesca deportiva, obstruyendo su funcionamiento adecuado.



Figura 33. Obstrucción de tuberías por infestación del mejillón cebra (tomado de <https://esemag.com/water/how-to-effectively-control-zebra-mussels/>).

La experiencia en Norteamérica con infestaciones de mejillones invasores indica que las primeras invasiones ocurrieron en los numerosos sistemas de tratamientos de aguas crudas de plantas tratadoras de agua potable e instalaciones industriales de los Grandes Lagos, lo que propició que el proceso de incrustación se desarrollara de una manera más rápida y más severa que lo registrado en Europa (Claudi & Mackie, 1993; LePage, 1993).

Considerando los impactos que pueden causar estas invasiones, actualmente el gasto más importante de las centrales eléctricas es el que se destina al monitoreo y control de moluscos (Rosaen *et al.*, 2012). En Nueva York, OTA reportó que el costo relacionado con la

invasión de mejillón cebra tan solo en plantas eléctricas fue de USD\$ 800 millones para el rediseño de plantas y USD\$ 60 millones para mantenimiento anual (OTA, 1993).

Con el paso del tiempo se han detectado otros impactos y se ha constatado que los efectos del mejillón cebra se han venido incrementado en las instalaciones de tratamiento de aguas y potabilizadoras. A este respecto, las pseudoheces del mejillón cebra pueden alterar la química del agua afectando el sabor del agua potable. A medida que la materia ingerida es expulsada por el sifón inhalante, se conglera por el moco producido por el organismo. La acumulación de estas pseudoheces envueltas en moco crea un ambiente que consume altas cantidades de oxígeno, acidificando el agua y dándole un mal sabor (Van Benschoten *et al.*, 1993). Además de esto, la clarificación del agua, como se mencionó anteriormente, favorece la proliferación de macrófitas las cuales generan una molécula llamada geosmina, que reduce la calidad del agua potable provocando que esta tenga un aroma a tierra (MacIsaac *et al.*, 2002). Este tipo de problemas tiene un costo anual de USD \$ 323,000 al gobierno de Windsor, Ontario (Pejchar & Mooney, 2009). En cuanto a los cientos de toneladas de mejillones que son removidos cada año de tomas de agua, tuberías & depósitos de agua, 30 compañías de Inglaterra aseguraron que del 2001 al 2003, gastaron aproximadamente €10,000 al día en mano de obra, un tanque removedor y una bomba succionadora (Elliott *et al.*, 2007).

8.7 Impactos Sociales

Con impactos Sociales se hace referencia a aquellos que de alguna manera dañan las actividades recreativas que realizan los habitantes de una ciudad. Por ejemplo, debido a las altas densidades poblacionales de mejillones, estos llegan a cubrir extensas zonas en playas de los lagos (Fig. 34). El depósito de grandes cantidades de conchas sobre las playas resulta peligroso por tratarse de objetos cortantes y que restan valor estético al paisaje. El nivel de ingresos de la región afectada disminuye debido a la presencia de estas especies en zona turísticas, sin contar que las conchas pueden producir laceraciones a las personas que deciden disfrutar del cuerpo de agua, lo que eventualmente puede originar demandas judiciales (Durán *et al.*, 2010).



Figura 34. Mejillones cebra cubriendo la playa del Lago Winnipeg. Tomado de <https://globalnews.ca/news/4223683/growing-invasion-of-lake-winnipeg-evident-as-countless-shells-wash-ashore/>

La navegación comercial y recreativa también se ve afectada, esto se debe a que los mejillones bioincrustados aumentan la resistencia al agua de los botes o barcos, lo que también implica un mayor gasto en combustible (Fig. 35). Las artes de pesca también pueden ser dañadas, las boyas de navegación pueden hundirse bajo el peso de los mejillones adheridos, y los pilones de los muelles se deterioran más rápido cuando están incrustados con mejillones (Benson *et al.*, 2019a).



Figura 35. Hélice de bote colonizada por mejillones quagga en el Lago Mead. Foto: Natalie Boren. Tomado de <https://www.deseretnews.com/article/900007355/deer-creek-declared-free-of-quagga-mussels-after-3-year-surveillance.html>

Cuando estos organismos se incrustan en los botes (Fig. 36), los propietarios se ven obligados a invertir más dinero en su mantenimiento (Lovell & Stone, 2006). De tal forma que los propietarios de un bote llegan a gastar hasta USD\$ 660 por año (Pejchar & Mooney, 2009). Esto ha provocado que las personas disminuyan el tiempo que gastan en actividades recreacionales, lo que indirectamente priva de más recursos económicos a los destinos turísticos (Vilapana & Hushak, 1994).



Figura 36. Póster de Texas Parks and Wildlife recomendando la limpieza de los botes (<https://tpwd.texas.gov/s?q=zebra+mussel>).

9. Tipos de control

En el caso de los mejillones cebra y quagga la prevención es sin duda la estrategia más importante y más conveniente desde todos los puntos de vista, pero una de las más difíciles de implementar, ya que requiere de un monitoreo activo y constante en todas las entradas potenciales a los cuerpos de agua de los estados del Norte de México.

Estrategias de mitigación

Hay una serie de estrategias de mitigación que con el tiempo se han venido utilizando contra los mejillones dreisénidos. En general, estas estrategias pueden clasificarse como preventivas, para evitar el establecimiento de las larvas, y de control, que implican matar y remover los mejillones.

Estrategias Preventivas

- *Materiales de construcción repelentes:* los mejillones no se adhieren al cobre, latón o metales galvanizados.
- *Recubrimientos:* se usan para prevenir la unión de los mejillones, sin embargo, los impactos ambientales del uso de ciertos recubrimientos deben considerarse con cuidado antes de aplicarlos. Los recubrimientos anti-incrustantes liberan una toxina acuática, generalmente óxido de cobre, para repeler a organismos como los mejillones. Otros recubrimientos presentan una superficie resbalosa que no libera toxinas y minimiza la adhesión de los mejillones, aunque son sujetos a abrasión por lo que se deben utilizar en áreas que no sean susceptibles al daño causado por hielo y otros materiales. Los recubrimientos térmicos con metales (zinc, cobre, latón) aplicados por aspersión actúan repeliendo a los mejillones por medio de la disolución lenta de los metales en el agua. Este tipo de recubrimientos son los más durables. El Cuerpo de Ingenieros de la Armada de los EE. UU. recomienda dos tipos de recubrimiento eficaces contra el mejillón cebra: uno a base de zinc espolvoreado y otro tiene como base un sistema anticorrosivo y anti-incrustante.

Filtros y rejas: los filtros y rejas pueden ser efectivos para evitar que una población de mejillón cebra se propague en una estructura de admisión, sin embargo, el tamaño de la ranura debería ser muy pequeño para evitar que las larvas velígeras pasen, lo cual no siempre resulta práctico en una planta de tratamiento de agua (Boelman *et al.*, 1997).

Estrategias de control y erradicación

Existe una amplia gama de métodos para tratar de controlar o erradicar a los dreisénidos y estos se pueden dividir en:

- Químicos
 - Pesticidas
 - Encapsulados
- Biológicos
 - Endócrinos
 - Genéticos
- Físicos

Generalmente, en los sistemas cerrados como en el caso de las plantas hidroeléctricas, se recomienda el uso de métodos químicos, ya que un control físico sería muy tardado y mucho más costoso. Contrariamente, en lugares abiertos como lagos o ríos se recomienda el uso de métodos físicos o métodos biológicos específicos para el organismo deseado, para que no se vean afectados organismos no blanco.

9.1 Métodos Químicos

9.1.1 Pesticidas

Los pesticidas son considerados como una de las mejores opciones para la erradicación de los mejillones. Los agentes químicos utilizados para el control del mejillón cebra pueden clasificarse como:

- Oxidantes
- No oxidantes

Para el uso de productos químicos es muy importante que se cumplan las siguientes características: ser rentable, no debe ser nocivo para los ecosistemas acuáticos, debe ser seguro si se usa como un aditivo en aguas de uso humano (Watters, 2011).

En cuanto a las estrategias de aplicación de los productos existen cinco formas básicas para aplicar un tratamiento químico: 1) al final de la temporada de crecimiento, 2) periódicamente, 3) intermitentemente, 4) semi-continuamente, y 5) continuamente (Claudi & Mackie, 1994).

Los que se utilizan al final de temporada, se aplican después de la época o etapa de crecimiento, y el blanco son los adultos. Este tipo de tratamientos sólo se aplican una vez al año.

Los que se aplican periódicamente son similares a los anteriores, pero estos se suelen aplicar de manera recurrente unas cuantas veces al año, ya que este tipo de productos están enfocados no solo en ejemplares adultos, sino también en juveniles o crías.

Los tratamientos intermitentes, semi-permanentes y continuos están diseñados para evitar el establecimiento o para evitar nuevos establecimientos de mejillones en sistemas de tratamiento para aguas crudas (Watters, 2011).

Productos químicos oxidantes

Los químicos oxidantes son muy eficaces en la prevención del establecimiento del mejillón cebra, sin embargo, por su alto nivel de toxicidad se requieren tomar medidas de extrema precaución, para que no se vean afectados organismos no blanco. Algunos de los problemas al utilizar este tipo de tratamientos es que suelen ser corrosivos, por lo que pueden generar daños a la infraestructura en los lugares donde son aplicados (e.g. maquinaria para tratar aguas). A este respecto, los productos químicos oxidantes funcionan mejor con tratamientos intermitentes a intervalos frecuentes (es decir, cada 6, 12 y 24 h) (Watters, 2011).

Los principales tratamientos de tipo oxidantes son:

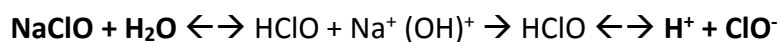
1. Cloro (en forma gaseosa, hipoclorito de sodio líquido, hipoclorito de calcio en polvo)
2. ClO_2 (Dióxido de cloro)

3. NH_2Cl (Cloraminas)
4. O_3 (ozono)
5. H_2O_2 (peróxido de hidrógeno)
6. Bromo
7. KMnO_4^- (permanganatos, como el permanganato potásico)

Este tipo de tratamientos resultan muy eficaces, sin embargo se caracterizan porque sus costos son relativamente elevados, como en el caso del ozono o el dióxido de cloro. Dentro de estos compuestos el más abordable económicamente y mayormente usado es el cloro tanto en Europa, como en Norteamérica, ya que tiene un costo relativamente bajo y una buena eficacia (Glomski, 2015).

➤ **Cloración (Hipoclorito y gas de cloro)**

Según la descripción de Watters (2011) el cloro afecta a los mejillones mediante un proceso de oxidación, ya sea directamente a nivel fisiológico en los adultos o a través de la inhibición del establecimiento y crecimiento de las larvas velígeras (Glomski, 2015; Passamaneck & Pucherelli, 2018). El hipoclorito reacciona con el agua formando ácido hipocloroso (HClO), el cual enseguida se disocia en iones de hidrógeno (H^+) e hipocloritos (ClO^-) (Glomski, 2015).



Los mejillones son filtradores, pero cuando sus quimiorreceptores detectan ciertas toxinas en el ambiente, estos son capaces de cerrar sus valvas hasta por 2 semanas evitando morir al contacto de ciertos biocidas (Sprecher & Getsinger, 2000). De tal manera que si las concentraciones de cloro persisten pueden llegar a morir por asfixia o glicólisis limitada en el mediano plazo. Por otra parte, se ha documentado que la susceptibilidad al cloro por parte del mejillón cebra es mayor que la de otros mejillones (Rajagopal *et al.*, 2002).

De acuerdo con Glomski (2015) los componentes de la cloración están disponibles en diferentes formas y se pueden adquirir de diversas fuentes comerciales:

- Hipoclorito de calcio ($\text{Ca}(\text{ClO})_2$); sólido
- Hipoclorito de sodio (NaClO); líquido

- Hipoclorito de potasio (KClO); líquido
- Cloro (Cl₂); gas

Todos han probado ser eficaces, por ejemplo se realizaron tratamientos con KClO que resultaron muy efectivos en la erradicación de los mejillones zebra en Millbrook Quarry, Virginia (Passamaneck & Pucherelli, 2018).

El suministro de cloro debe evitarse en el caso de plantas potabilizadoras ya que, desafortunadamente, cuando éste compuesto se agrega interactúa con la materia orgánica formando un subproducto llamado Trihalometano (THM) el que está relacionado con efectos negativos para la salud humana como cáncer (Cotruvo & Amato, 2019).

- **El uso del oxidante ClO₂ como una alternativa a la cloración**

Una de las ventajas de este oxidante biotóxico es que provoca un daño directo a las membranas en el organismo objetivo, con el beneficio adicional de que al utilizar ClO₂ no existe el riesgo de que se produzcan Trihalometanos, ya que el agente oxidante se utiliza a muy bajas concentraciones, por lo que tampoco afecta el pH del agua. Aunque presenta algunas desventajas como los altos costos, necesidad de equipos apropiados para su generación en el lugar en el que se va a aplicar, y la necesidad de almacenar sus precursores como HCl, NaClO y HClO (Sprecher & Getsinger, 2000). Este tipo de tratamiento funciona bien al ser aplicado en dosis intermitentes o continuas (Matisoff *et al.*, 1996; Glomski, 2015).

- **NH₂Cl (Cloraminas)**

Las cloraminas se forman naturalmente cuando el cloro reacciona con compuestos como amoníaco y aminoácidos, dando como resultado una alta tasa de mortalidad de las larvas velígeras. Las cloraminas son compuestos orgánicos con las fórmulas R₂NCl y RNCl₂ que pueden llegar a ser una muy buena alternativa cuando las concentraciones de THM son demasiado altas. Las cloraminas son los oxidantes menos efectivos, ya que se ha observado que concentraciones de 1.5 mg/L matan el 90% de las larvas de mejillón cebra, pero el efecto puede observarse de 2 a 18 días después de la aplicación, dependiendo de la concentración (Glomski, 2015). Por otra parte, se ha observado que la adición de cloraminas

en las plantas de tratamiento resulta en la formación de N-nitrosodimetilamina (NDMA), un potente cancerígeno producto de la reacción de las cloraminas con productos nitrogenados orgánicos presentes en las aguas crudas (Hamad, 2015).

- **O₃ ozono**

El ozono es una molécula altamente oxidante, compuesta por tres átomos de oxígeno y se forma con la disociación de los dos átomos que componen el gas oxígeno. Cada átomo de oxígeno liberado se une a otra molécula de oxígeno gaseoso (O₂), formando moléculas de ozono (O₃). A temperatura y presión ambiente es un gas inestable, en estas condiciones se descompone rápidamente para volver a la molécula de oxígeno (O₂), situación que implica una producción *in situ*. Dentro de los importantes beneficios de la utilización del ozono destacan:

- Excelente agente desinfectante. Elimina un amplio rango de bacterias, virus, hongos y agentes patógenos.
- Alto y rápido poder de oxidación de materia orgánica con bajas reacciones negativas. Se requieren concentraciones mínimas de ozono disuelto.
- Suprime los efectos colaterales adversos generados por la cloración, que daña la vida silvestre en sistemas abiertos.
- Precipita la materia orgánica disuelta que luego se puede eliminar mediante la filtración o sedimentación.
- Aumenta la cantidad de oxígeno disuelto (Buley *et al.*, 2017).

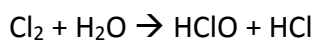
Es una tecnología limpia y segura que implica una reducción del impacto ambiental al reducir el consumo de aguas que normalmente se utilizan en los procesos aplicados en sistemas cerrados, además de reducir la carga orgánica, color y malos olores, sin contar con la eliminación del riesgo de formar subproductos tóxicos como los trihalometanos (THM's). No obstante, se debe utilizar con precaución, ya que dependiendo de las concentraciones puede llegar a generar efectos adversos resultando perjudicial para los tejidos periféricos en las etapas larvales y adultas de los organismos no blanco, pudiendo causar atrofia lamelar branquial, hipertrofia y necrosis (Jones *et al.*, 2006b).

- **H₂O₂ (peróxido de hidrógeno)**

Generalmente se usa como alguicida o biocida, y aunque no hay duda de su eficacia a menudo se requieren altas dosis del producto para conseguir una alta mortalidad, por lo que puede resultar costoso para tratar grandes cantidades de agua (Mackie & Claudi, 2010). Existen también estudios sobre la eficacia del peróxido de hidrógeno combinado con iones de hierro, aunque también se requieren altas concentraciones de ambos (Klerks & Fraleigh, 1991). Por otra parte, se ha observado que es menos eficaz cuando se ha comparado con otros compuestos oxidantes (Klerks & Fraleigh, 1991; Van Benschoten *et al.*, 1993).

- **Bromo**

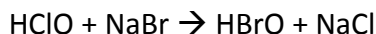
Existe poca información acerca del tratamiento con bromo para el control de los mejillones, pero se ha estimado que se requieren concentraciones similares a las del cloro. El bromo tiene la reputación de no afectar a otras especies distintas al mejillón cebra, como peces, algas, fitoplancton, etc. pero se demostró que su toxicidad para tales organismos es aún mayor que la del cloro (Palau & Cia, 2006). Se utilizan diferentes formas de bromo, incluyendo bromo activado, cloruro de bromo y mezclas de bromo y cloro con otros químicos. El bromo resulta más eficaz como agente oxidante cuando el agua tiene un pH mayor a 8 (Boelman *et al.*, 1997). Adicionalmente, el bromo puede inhibir la deposición de biofilms, que son precursores necesarios para fijación de las velígeras (Glomski, 2015). En presencia de cloro en forma de gas o sólido, el bromo es activado para formar ácido hipobromoso (HBrO) e iones de hipobromito (BrO⁻), ambos letales para el mejillón cebra (Glomski, 2015).



o



entonces



- **KMnO_4^- (permanganatos, como el permanganato de potasio)**

El permanganato de potasio ha sido ampliamente utilizado por las plantas de tratamiento de agua como oxidante y se emplea comúnmente para la purificación del agua, ya que se usa para la oxidación de hierro y manganeso y para corregir problemas de sabor u olor en el agua tratada debido a su capacidad para producir reacciones de oxidación con compuestos inorgánicos y sustancias orgánicas (Boelman *et al.*, 1997).

Lamentablemente, para que resulte eficaz como tratamiento en la eliminación de los mejillones el permanganato de potasio se necesita aplicar a dosis altas y de forma continua, lo cual además de darle al agua un color rojizo, resulta oneroso (Glomski, 2015). La principal ventaja es que no produce trihalometanos. Diferentes estudios realizados sugieren que el permanganato evita el establecimiento del mejillón cebra, pero no es totalmente tóxico. Aplicándolo a aguas con flujo, con dosis entre 1.0 y 2.5 mg/L, reduce la concentración de larvas velígeras en un 90%, mientras que en aguas estancadas se observó sólo una mortalidad del 30% de larvas velígeras, con una exposición de 2.5 mg/L durante 3 horas. Su uso se recomienda principalmente para matar a las larvas velígeras, ya que los adultos muestran resistencia. Por ejemplo, al utilizar dosis de 8 mg/L se requirieron 77 minutos para matar 40% de larvas velígeras, mientras que se requirieron 83 horas de exposición directa para matar el mismo porcentaje de adultos (Coyle *et al.*, 2014).

Productos químicos no oxidantes

Los productos químicos no oxidantes han sido ampliamente empleados para el control y desinfección de bacterias y algas, y también han sido utilizados para el control y erradicación de moluscos. Estos productos por lo general son más potentes, más fáciles de manejar, sin embargo son más costosos que los oxidantes.

Existen varias ventajas potenciales de los productos químicos no oxidantes frente a los oxidantes, incluyendo:

- ✓ mayor costo-efectividad (debido a menores tasas de uso y rápida toxicidad)
- ✓ mejor control de los mejillones adultos comparados con el cloro

- ✓ incapacidad de los mejillones para detectar el tratamiento, lo que resulta en tiempos de exposición más cortos
- ✓ facilidad de aplicación, mínimo mantenimiento y costo de los equipos de aplicación
- ✓ propiedades no corrosivas
- ✓ se inactivan fácilmente y no se forman subproductos tóxicos

Estos productos pueden incluso a mediano plazo resultar menos costosos y más eficaces que los oxidantes, si se aplican en forma intermitente, periódica o semi-continua para el control de mejillones adultos.

Dentro de los más utilizados están:

1. EarthTec QZ®
2. Potasio
3. Polímero de amonio cuaternario
4. Cobre (distinto al EarthTec QZ®)
5. Sulfato de aluminio ($\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$)

La mayoría de estos productos, si no es que todos, son tratamientos que se aplican por temporadas, ya que esto los hace más rentables, y se deben aplicar cuando las condiciones sean más adecuadas para el tratamiento y no favorables para el organismo a tratar, ya sea cuando la temperatura del agua sea muy baja o alta, o inclusive cuando los mejillones liberen sus larvas, y que estas aún no logren establecerse (Boelman *et al.*, 1997).

- **EarthTec QZ®**

Es un producto registrado como alguicida y bactericida ante la USEPA por la *American National Standards Institute* y la *National Health Foundation* de los EE. UU. Este producto ha sido aprobado y tiene una certificación como aditivo para agua potable, por lo cual ya ha sido utilizado en lagos, estanques, embalses, canales de riego, pozos de confinamiento de animales, lagunas de tratamiento, y en sistemas municipales de agua potable y de aguas residuales. También ha sido utilizado por diferentes compañías y agencias.

El Earth Tec® actúa por medio del ion de cobre (Cu_2^+) el cual permanece libre de elementos inorgánicos en aguas con bajo pH y dureza, logrando ser tóxico para los organismos blanco.

Este producto afecta la permeabilidad de la membrana celular en los organismos y reacciona con las moléculas orgánicas de los tejidos. Esto conduce a la pérdida de potasio y acumulación del Cu_2^+ en la pared celular o en las membranas de los organelos con carga negativa, quelándose y evitando así que se lleven a cabo muchas de las reacciones o vías indispensables para la supervivencia del organismo, como la fotosíntesis en algas (Earth Science Laboratories, 2010).

Una vez que se ha alcanzado la meta de matar al organismo deseado, el cobre quelado se deposita en el fondo del cuerpo de agua, en donde ya no resulta tóxico para otros organismos. El Earth Tec QZ® debe ser usado en una cantidad controlable. Una gran ventaja de este producto es que, al aplicarlo en cualquier cuerpo de agua, el producto se dispersa uniformemente sin necesidad de mezclar o agitar, por lo cual se ahorra tiempo y mano de obra (Watters, 2011). Fue comprobado que el Earth Tec QZ® como moluscicida, resulta mucho más eficaz para el control de mejillones adultos y juveniles al agregar 5 ppm, equivalente a 0.30 ppm de Cu_2^+ , durante 168 hrs para obtener un 100% de mortalidad, ya que si se agregaba por sólo 96 hrs, se lograba únicamente poco más del 50% de mortalidad (Watters *et al.*, 2013). Aunque en otros estudios, se han reportado mortalidades del 99%, en concentraciones de 30 – 500 µg/L, mostrando una posible ventaja sobre el cloro en régimen de flujo cíclico y baja temperatura (Lake-Thompson & Hofmann, 2019). Mientras que para los mejillones en etapa velígera, el producto es aún más eficiente, ya que aún no desarrollan una concha que las proteja y resulta más fácil que el Cu_2^+ se adhiera a la membrana del tejido expuesto. En la etapa velígera incluso sólo es necesario utilizar 3 mg/L de Earth Tec QZ®, tras 24hrs de exposición para ser efectivo.

Además de ser utilizado por varias compañías y agencias, se comprobó su rendimiento junto con el de otros (Zequomax y KCI) en el 2014 en el lago Christmas, un sistema abierto de dimensiones experimentales adecuadas (1.072 km²), cerca de Twin Cities, Minnesota. Lund *et al.*, (2017) reportaron el éxito en la erradicación del mejillón cebra. Un monitoreo del lago en 2016 confirmó la erradicación del bivalvo.

- **Potasio**

El cloruro de potasio (KCl) conocido también como muriato de potasa (MOP), se utiliza también como fertilizante. No se considera una sustancia tóxica si se utiliza correctamente, por ende tiene menos impacto ambiental que compuestos como el cloro.

El potasio causa el cierre de las valvas, reducción en la tasa de filtración y mortalidad de los mejillones, destruyendo además la integridad de membrana del epitelio branquial, eliminando así la capacidad de respirar en mejillones adultos (Sprecher & Getsinger, 2000; Passamaneck & Pucherelli, 2018).

- **Polímero de amonio cuaternario (BULASB 6002®)**

Es comúnmente utilizado para el control de algas. Darrigran & Damborenea (2006) describe a este compuesto como un ión de *n*-polímeros de cadena abierta, con átomos de nitrógeno cargados positivamente, por lo cual se entrelaza con superficies de carga negativa, como membranas, pared celular, etc. Los moluscos no son capaces de detectar este producto como tóxico, por lo que dejan sus valvas abiertas y el producto logra entrar y actuar matando así el organismo blanco (Glomski, 2015).

Limnoperna fortunei, mejor conocido como el mejillón dorado, es una especie invasora de gran relevancia por la enorme repercusión de sus impactos negativos en Sudamérica, por lo cual se probó este tratamiento con éxito al inducir cambios de comportamiento o la muerte de las larvas y quedó demostrado que las larvas de esta especie son sumamente sensibles a este tóxico. Se necesitaron sólo 20 ppm de BULAB 6002®, para que la mortalidad fuera del 100%, y se alcanzó a las 120 y 144 horas de exposición. De la misma manera, los individuos de 2 a 8 mm de longitud valvar del mejillón cebra expuestos a 8 ppm, presentaron una mortalidad del 100% a las 144 horas, lo que sugiere que el mejillón dorado es más resistente a este producto que el mejillón cebra (Darrigran & Damborenea, 2006). El efecto producido dependerá de la concentración y la temperatura del agua. Este método es más efectivo a temperaturas más elevadas (Glomski, 2015).

- **Cobre**

Los productos derivados del cobre están ampliamente difundidos y aprobados para la formulación de pinturas anti-incrustantes, con la sola excepción de la piritona de cobre

que, a pesar de sus excelentes propiedades biocidas, no ha sido aprobada por la EPA (Darrigran & Damborenea, 2006). Así, el cobre y otras mezclas (e.g. aleaciones de cobre-níquel) han demostrado ser eficaces como bio-incrustantes, particularmente para el mejillón cebra (Dormon *et al.*, 1996). Otras aproximaciones incluyen aparatos como el generador de iones de cobre *MacroTech* (2016), el cual controla algas, bacterias, mejillones cebra, mejillones quagga, briozoos, almejas asiáticas y otros organismos bioincrustantes. Desde 1994 se ha tratado exitosamente el agua de servicio y los sistemas de enfriamiento de instalaciones eléctricas, instalaciones industriales y plantas municipales de tratamiento de agua, y ha resultado de gran utilidad para evitar que se presenten organismos no deseados en el agua (Sprecher & Getsinger, 2000).

Otros productos de cobre utilizados con los mejillones dreisénidos son:

- Óxido cuproso (Cu_2O): Biocida anti-incrustante, con una amplia gama de acción sobre organismos bioincrustantes, excepto algas. Tiene una menor solubilidad en agua dulce que en agua de mar, pero a pesar de esto ha demostrado su eficacia en agua dulce.
- Sulfocianuro cuproso (SCNCu). Se utiliza cuando es necesario obtener una película blanca o de color claro. Tiene las mismas propiedades que el óxido cuproso y se utiliza a menores concentraciones que éste, pero su costo es sustancialmente superior.
- Pigmentos metálicos: Por lo regular se utilizan cobre, zinc y aluminio, ya sea solos o en mezclas para formar diferentes tonalidades, se emplean sobre superficies de acero, siempre deberán ser aplicados sobre un fondo compatible, ya que, si tienen contacto directo con el sustrato, producirán consecuentemente corrosión galvánica acelerada en el acero.

Cabe recalcar que estos métodos son sólo empleados para sistemas de agua cerrados, como plantas tratadoras de agua, drenajes, plantas hidroeléctricas, etc. Ya que en lugares abiertos afectarían a la mayoría de los organismos que conviven con el mejillón (Darrigran & Damborenea, 2006).

- **Sulfato de Aluminio**

Es un agente floculante en tratamiento de aguas; en dicho proceso primero actúa un agente coagulante que neutraliza las cargas e induce la unión de partículas coloidales y después el agente floculante aglomera los coágulos para su precipitación. En concentraciones estándar (10 – 30 ppm) esto es lo que pasa con las larvas velígeras del mejillón cebra, contribuyendo a su control. Por otra parte, la adición de sulfato de amonio a concentraciones elevadas (130 mg/L) contribuye al descenso del pH, provocando muerte instantánea en las velígeras debido a la toxicidad conjunta de los iones hidrógenos y el sulfato de aluminio (efecto químico). Además, se ha observado que la precloración mejora el efecto del sulfato de aluminio, resultando ser un método apropiado para el control del mejillón cebra en la entrada de las instalaciones de plantas purificadoras de agua, plantas hidroeléctricas y plantas tratadoras de aguas residuales (Mackie & Kilgour, 1995).

Existen otro tipo de sustancias que también se han puesto a prueba para el control de los mejillones cebra y quagga, pero no han tenido éxito debido a las exigencias de la EPA, costos del producto, mano de obra, o el grado de toxicidad para otros organismos, incluyendo al humano.

9.1.2 Componentes encapsulados

Ya que la sensibilidad del mejillón cebra a los químicos les permite detectarlos cerrando sus valvas e impedir su ingesta accidental, Aldridge *et al.*, (2006) desarrollaron un método de control químico al que llamaron *Biobullet*, que consiste en encapsular los ingredientes activos en partículas microscópicas (100 μ m) de material comestible con el fin de evitar su percepción. Esta técnica explota la habilidad natural de filtración del mejillón removiendo y concentrando las partículas, sin estimular el cierre de las valvas (Elliott, 2005). La efectividad de los encapsulados de ha sido demostrada en ensayos de laboratorio y requiere cantidad de menor al 90% para alcanzar la mortalidad, además de disminuir la posibilidad de afectar a organismos no blanco (otros filtradores) (Costa *et al.*, 2011a, b). Adicionalmente, se ha demostrado que los biobullets no tienen efectos adversos en unionidos nativos (Aldridge *et al.*, 2006), pero resultan eficaces contra otros moluscos invasores como el mejillón dorado

(*Limnoperma fortunei*) (Calazans *et al.*, 2013). Más aún, la efectividad podría ser mejorada al incluir un tóxico específico y potente para el mejillón, o reducir la cantidad a una dosis efectiva únicamente para el mejillón cebra. A este respecto se ha reportado que a ciertas concentraciones el KCl puede ser nocivo para *D. polymorpha*, sin causar daño a otros organismos (Fisher *et al.*, 1991; Waller *et al.*, 1993).

9.2 Métodos Físicos

Los métodos físicos de control son todos aquellos tratamientos destinados a reducir las posibilidades de adherencia del organismo y de procesos para removerlos o eliminarlos una vez que ya se han establecido sin la adición de sustancias al medio. Son diversos y destacan principalmente la presión de agua, el retiro manual de los individuos. También se incluyen técnicas como shock térmico, radiación ultravioleta, campos electromagnéticos, vibración acústica, desecación y mallas que sirvan para detener su establecimiento y dispersión (Palau & Cia, 2006).

- **La limpieza manual de botes**

Esta es una de las alternativas que se ha utilizado durante más tiempo y con mayor éxito, lo que contribuyó a que por algunos años se lograra mantener el control del mejillón cebra y quagga en EE. UU. El caso más emblemático es el de la iniciativa del Meridiano 100, la cual consistió en evitar que los mejillones pasaran del Este al Oeste de los EE. UU. (divididos por el Meridiano 100). Esto se logró mediante la limpieza de los botes, el establecimiento de puntos de revisión y una guía disponible en internet para la limpieza de los botes recreativos. Quien pasara un breve examen sobre la guía tenía acceso a un descuento al tramitar el permiso para mover los botes de estado a estado. Lamentablemente, pasaron botes contaminados con los mejillones y llegaron al Oeste, como consecuencia en el año 2007 se dispersó el quagga y en 2008 el cebra.

Por otra parte, una de las campañas más utilizadas fue la de *Limpiar, Drenar y Secar* (LDS). La campaña consistía en que las personas dueñas de cualquier embarcación (un bote,

canoa, etc.) tenían que seguir estos pasos antes de volver a meter su embarcación en otro cuerpo de agua. La limpieza tenía que ser de todo tipo organismo y objetos, incluyendo lodo, algas, basura, y en caso de haber estado dentro de un cuerpo de agua con presencia del mejillón, se tenía que lavar obligatoriamente bajo presión de agua caliente a 40°C. Después de esto se drenaba toda el agua de cualquier compartimiento y posteriormente se dejaba secar totalmente para que no quedara ningún tipo de sustancia que propiciara la propagación de mejillones en etapa velígera (Zook & Phillips, 2009; Zebra Mussels, 2010; Comeau *et al.*, 2011). En otras ocasiones, de acuerdo a la normativa de cada estado, se exigía que las embarcaciones y los remolques fueran limpiados con agua a alta presión que excediera los 60 °C (Morse, 2009b; Comeau *et al.*, 2011), esta presión debería ser entre 4,000 y 10,000 psi (Boelman *et al.*, 1997), rociando la parte externa y las áreas internas accesibles.

Una encuesta en el 2009, reveló que el 86% de los propietarios de botes utilizaron este método (Murray *et al.*, 2011).



Figura 37. Imágenes de las campañas para mantener limpios los botes. Tomado de Lake Nacimiento Mussel Inspection Program (<https://www.slocountywater.org/site/Frequent%20Downloads/Quagga%20Mussels/Lake%20Nacimiento%20Mussel%20Prevention%20Program/>) y STOP AQUATIC HITCHHIKERS! del estado de Nebraska (<https://neinvasives.com/stop-aquatic-hitchhikers>).

- **Flujo de agua**

El flujo de agua con gran velocidad es una técnica que resulta útil para evitar que los organismos se asienten y acumulen en tuberías, aunque los dreisénidos logran soportar altas velocidades, especialmente el mejillón cebra, el cual se ha demostrado que puede resistir flujos de hasta en 1.5 m/s (Koopman *et al.*, 2018). Por otra parte, se ha observado que esta técnica puede provocar daños en las conchas de las velíferas, sin embargo, existe

cierto escepticismo en cuanto a la reducción del establecimiento (Passamaneck & Pucherelli, 2018).

- **Remoción mecánica**

Es una técnica de raspado que se lleva a cabo mediante el paso de un tapón flexible de poliuretano poroso a través de las tuberías. Esto va removiendo los organismos que pudieran estar incrustados en el interior. El diámetro del tapón cuando está expandido deberá ser ligeramente más grueso que el ancho de la entrada o salida de la tubería, esto para lograr un contacto directo con la pared del tubo, y una mayor presión para una mejor limpieza. En caso de que exista un gran establecimiento de mejillones se necesitarán varios tapones y repeticiones del proceso. Los restos de mejillones retirados o raspados son transportados a lo largo de la tubería por medio de un chorro de agua a gran presión (Palau & Cia, 2006). Esta técnica ha sido utilizada en las entradas y salidas de las tuberías de distribución de agua en las regiones de los Grandes Lagos y los Lagos Finger.

Desgraciadamente, este método no remueve a las larvas presentes en el agua y no se puede evitar que se adhieran a la estructura. Por lo tanto, la remoción mecánica debe realizarse regularmente (Beck, 2017). Se recomienda el uso de la técnica de raspado al menos 2 veces al año para la eliminación completa de estadios bentónicos en las tuberías. Ya sea en la última etapa de la primavera y en otoño o invierno. Durante este procedimiento se retira el agua del emisor para posteriormente ser bombeada en un flujo inverso (Cornell University, 2005).

- **Sistemas de filtración**

Los sistemas de filtración también son otra opción como control físico, generalmente utilizados en distintas instalaciones para prevenir la dispersión entre éstas. Para que este método funcione, el tamaño de las ranuras debe ser sumamente pequeño para evitar que las velíferas pasen, lo que resulta poco práctico para una planta de tratamiento de agua (Beck, 2017). Lamentablemente, además de invertir un mayor tiempo en filtrar el agua, no

se puede asegurar un 100% de eliminación de los estadios larvales y juveniles de los mejillones (Palau & Cia, 2006).

- **Tratamientos térmicos**

Se refiere a golpes de calor o shocks térmicos que pueden resultar eficaces. En la modalidad con temperaturas elevadas se buscan niveles térmicos hasta el punto donde los mejillones ya no logren aclimatarse o resistir y se mueren. Esta técnica puede aplicarse de manera aguda o crónica. La aguda consiste en aumentar la temperatura súbitamente y la crónica se aplica en sistemas en los que se puede elevar la temperatura de forma ordinaria y además se puede mantener durante periodos muy largos.

De forma análoga se busca la mortalidad y control por congelamiento del agua. Por ejemplo, en estudios realizados por Payne (1992) se llega a alcanzar un 100% de mortalidad del mejillón a una temperatura de -10 °C en menos de 2 horas.

- **Deshidratación por desecación y congelamiento: disponibilidad del agua líquida**

Al ser los mejillones dreisénidos organismos exclusivamente acuáticos, se ha considerado como método de control la exposición al aire mediante el descenso súbito y prolongado de la disponibilidad de agua. Se ha demostrado que las temperaturas extremas, tanto altas como bajas, reducen sustancialmente el tiempo de mortalidad de los mejillones y por el contrario la humedad relativa alta de los ambientes alarga su supervivencia (Passamaneck & Pucherelli, 2018).

El mejillón quagga puede sobrevivir hasta 10 días fuera del agua (USACE, 2013), por lo que en las presas en ocasiones se puede optar por bajar los niveles. Así, de acuerdo con un artículo publicado por el Panel Asesor de Ciencia de California en la presa Hoover del río Colorado entre Arizona y Nevada, se recomendó bajar el volumen en un 40%, con lo cual se redujó el área en la cual el mejillón se podría propagar y establecer. Se decidió sólo disminuir este porcentaje ya que el área restante de la presa está cubierta por un fondo fino con sedimentos acumulados los cuales constituyen un sustrato no apto para el mejillón (Science & Panel, 2007). A este respecto, se ha sugerido mantener la estructura seca por lo

menos durante al menos 2 semanas, y durante este tiempo remover los mejillones muertos manualmente o con un lavado a presión (Beck, 2017).

Esta medida de control también fue utilizada por Palau *et al.* (2004) quienes estimaron el tiempo de muerte por desecación bajo diferentes temperaturas, las cuales fueron desde las que se encuentran dentro de un gradiente térmico natural hasta temperaturas extremas: -15, 7, 20, 25, 30, 35 y 40 °C. La supervivencia de los ejemplares se constataba cada 2 horas y como era de esperarse se encontró que las temperaturas más extremas eran las más exitosas. Así, la de congelación resultó en una mortalidad de 100% en sólo 2 horas, así como la de 40 °C ya que se necesitaron solo 11 horas para lograr un 100% de mortalidad.

- **Shock eléctrico**

El shock eléctrico puede ser otra opción de control, ya que al exponer a los organismos a un campo electrostático fuerte, de al menos de 100 V/cm, se logra un daño físico permanente en los mejillones adultos, y se logra matar a las larvas velígeras, post-velígeras y juveniles. Además, se ha reportado que exposiciones prolongadas de 5 kV llegan a matar al 53.7% de mejillones adultos en tuberías de PVC (Mackie *et al.*, 2000).

- **Métodos de presión**

Los métodos que utilizan presión también resultan adecuados para el control de los mejillones como se demostró en las tuberías de una planta de Georgia-Pacific en el Lago Champlain, N. Y. Se ejercieron pulsos de presión de 0.04 MPa y 0.16 J/m² y se logró constatar que se inhibía el establecimiento de las larvas, mientras que con 0.23 MPa y 5.8 J/m² se provocaba la muerte de mejillones adultos (Schaefer *et al.*, 2010).

- **Electromagnetismo de baja frecuencia**

Esta técnica da buenos resultados tanto en sistemas cerrados como abiertos. Ha sido utilizada con éxito en ductos de agua, ríos y tomas de agua, donde en todos los casos se obtuvieron resultados de 100% de mortalidad en un periodo de 2 semanas. La forma en que el electromagnetismo funciona es incrementando la solubilidad del calcio, por lo que resulta

más difícil que el mejillón pueda absorberlo y formar sus valvas, y mueren al no lograr desarrollarse.

Una de las ventajas de este método es que no se utilizan químicos que puedan ser dañinos para los organismos no blanco. Existe un dispositivo que utiliza la corriente que emana de entre los electrodos que se extienden radialmente en posiciones equiangulares alrededor de una entrada cilíndrica de agua. Esto provoca la formación de burbujas que se forman por una cámara de aire anular en la entrada de agua por debajo de la entrada cilíndrica. Las burbujas permiten que las larvas de mejillón cebrá permanezcan suspendidas en el campo eléctrico durante un período de tiempo más largo e impidiendo de una manera más eficaz la formación de las conchas. Este método ha sido implementado en plantas de agua en los Grandes Lagos (Ryan, 1998).

- **Métodos acústicos anti-incrustantes**

Los métodos acústicos constituyen una buena alternativa no tóxica para la prevención de las bioincrustaciones. Se han realizado estudios con ondas de sonido, las cuales sirven para evitar que el mejillón se establezca en las superficies de las embarcaciones, así como en las tuberías de las plantas de tratamiento de agua y en los contenedores de agua de lastre. Para esto, se utilizan dispositivos mecánicos que emiten ondas, compuestos por un generador de señal, un amplificador de poder y un transductor (Legg *et al.*, 2015). La geometría del lugar y el espacio que abarca el transductor deben ser considerados, debido a la posible interferencia destructiva, la cual produce antinodos. Los antinodos son sitios en los cuales, debido a una interferencia, la energía acústica es mínima, reduciendo de igual manera la actividad anti-incrustante. Estos sitios de interferencia pueden variar en función de la frecuencia (Piper, 1977; Mazue *et al.*, 2011). Además, la efectividad anti-incrustante decrece de acuerdo al incremento de la distancia de los transductores (Sheherbakov *et al.*, 1974; Legg *et al.*, 2015).

Dentro de este contexto Donskoy & Ludyanskiy (1995) sugieren que los 3 mejores aprovechamientos para el uso de la energía acústica son:

-Cavitación: la formación y el colapso de las microburbujas. Dicha formación de burbujas se produce en la fase de rarefacción en una onda ultrasónica altamente intensa o en un flujo de agua turbulenta de alta velocidad.

-Ondas audibles: el uso de energía acústica transmitida por el agua que tiene una intensidad por debajo del umbral de cavitación, esto incluye ondas de sonido (20 Hz a 20 kHz) y ultrasonido (por encima de 20 kHz). Las ondas sonoras que tienen una frecuencia inferior a 1 kHz se denominan sonido de baja frecuencia.

-Vibración: se refiere al uso de energía acústica en estructuras mecánicas (tuberías, paredes, etc.). Se han realizado estudios de los efectos de las bajas frecuencias del sonido para evitar que el mejillón cebra se pueda adherir. Se encontró que el sonido puede estresar e inmovilizar a las larvas velígeras, haciendo que estas se precipiten en la columna de agua y no logren establecerse. Donskoy & Ludyanskiy (1995) señalan que los sonidos de baja frecuencia evitan la fijación en embarcaciones y que inclusive la energía acústica de 39-41 Hz fragmenta a las larvas velígeras y logra matar a los mejillones adultos después de una exposición de 19 a 24 h (Palau & Cia, 2006). Sin embargo, no se ha podido poner en práctica este tipo de soluciones a escala comercial ya que los dispositivos creados para este propósito resultaban costosos, necesitaban de mantenimiento constante y se carecía de suficientes datos científicos para validar su efectividad. La compañía “Phoenix Science and Technology”, ha trabajado en el desarrollo de un dispositivo que no presente estos inconvenientes (Schaefer, 2001). El enfoque técnico del producto consiste en liberar pulsos de presión dirigidos al interior de la tubería, impidiendo el establecimiento de larvas de mejillón cebra. Existen dos maneras de implementar estos dispositivos, dentro de los pozos al final de la toma de agua, o dentro de la tubería (Fig. 38) (Schaefer, 2002). Presumiblemente estos aparatos pueden trabajar durante un año antes de necesitar mantenimiento. Además, han logrado evitar el establecimiento de las larvas en distancias cercanas a los 40 m desde el lugar en el que se localiza el dispositivo hacia el interior de la tubería (Schaefer, 2001).

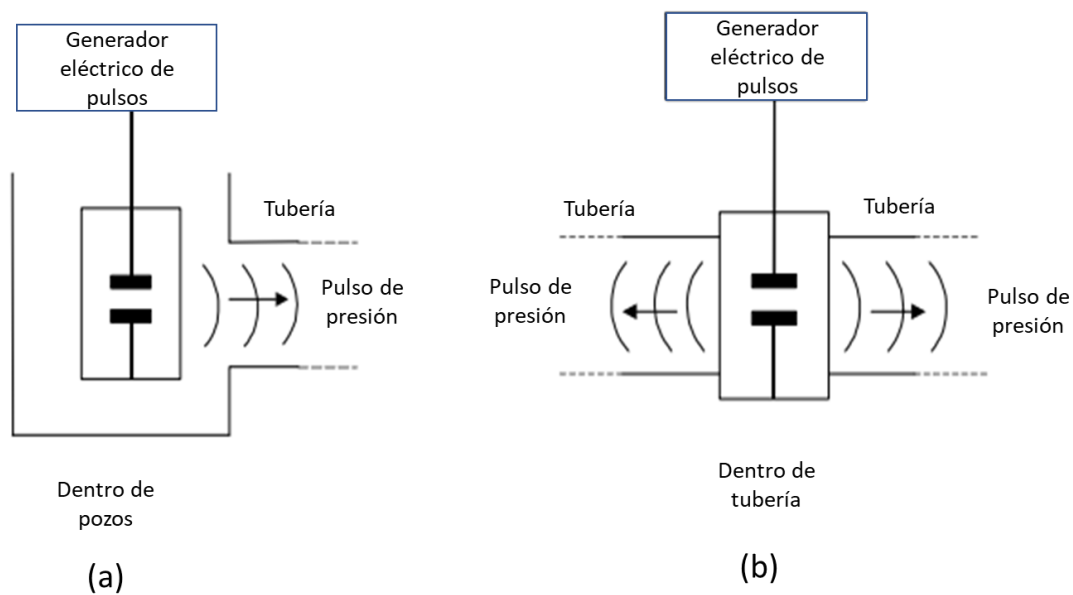


Figura 38. Configuraciones de implementación del liberador de pulsos de presión. Dentro del pozo (a) y dentro de la tubería (b).

- **Ondas de radio**

Las ondas de radio han sido puestas a prueba para eliminar a los mejillones y se demostró que toda una colonia de mejillones quedó eliminada después de haber sido expuesta alrededor de 40 días a ondas de radio mayores a 500 Hz. En el agua de la colonia ya muerta existían partículas de calcio en grandes concentraciones y se dedujo que las ondas interactuaban con las moléculas de calcio, de tal manera que los mejillones no lograban incorporarlo para formar sus valvas, y por lo tanto mueren.

- **Irradiación con luz ultravioleta**

La luz ultravioleta puede inducir la mortalidad de los adultos y la reducción del establecimiento de las larvas del mejillón cebra. Pruebas de laboratorio mostraron un incremento en la mortalidad de larvas y adultos después de ser expuestos durante días a la radiación UV (Passamaneck & Pucherelli, 2018). Mientras que pruebas de campo mostraron un 99% de reducción en el establecimiento de las larvas (Pucherelli & Claudi, 2017). Sin

embargo, este método no sería efectivo en plantas eléctricas, en donde el tiempo de residencia de las velígeras es sólo de algunos minutos.

- **Separación centrífuga**

La fuerza centrífuga tiene cierto potencial para ser utilizada para la remoción de larvas velígeras y restos de mejillones adultos de aguas que fluyen por presas hidroeléctricas y otro tipo de estructuras. Pruebas de laboratorio demostraron que con este método se lograba remover 60-85% de restos de mejillones adultos. Sin embargo las pruebas de campo mostraron poca efectividad en la captura de velígeras, sin cambios en la tasa de establecimiento (Kubitschek & Pucherelli, 2017).

- **Revestimiento**

La capacidad de los mejillones de adherirse a una amplia variedad de sustratos duros es el principal problema para la infraestructura de diversas instalaciones. Por esta razón, se han desarrollado diversos materiales y revestimientos que resistan a la adhesión de los mejillones (Fig. 39) (Passamaneck & Pucherelli, 2018).

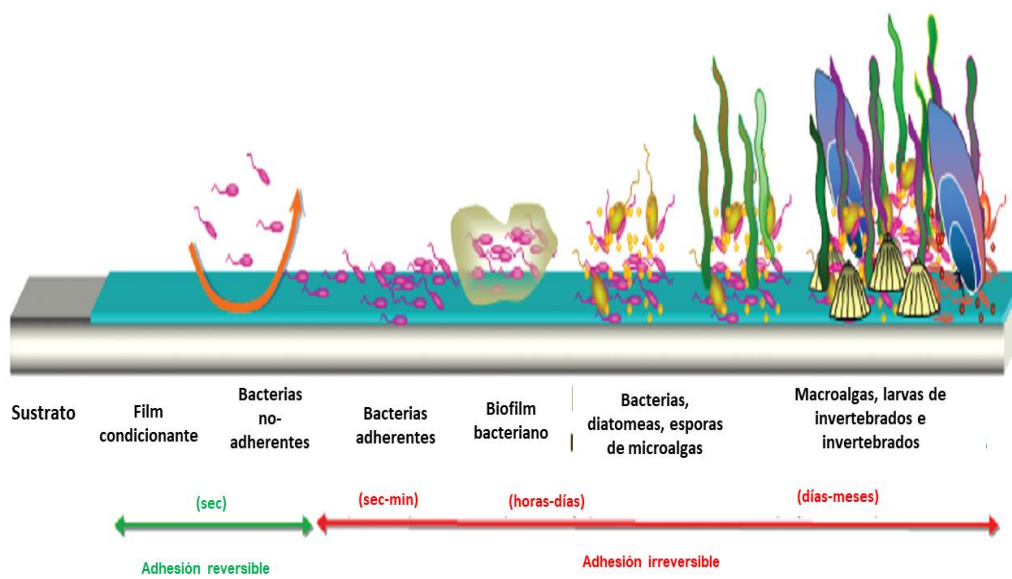


Figura 39. Desarrollo del proceso del incrustamiento. Tomado de Lejar *et al.* (2012).

Revestimientos Tóxicos

Anteriormente, los revestimientos anti-incrustantes dependían de la incorporación de metales (cobre, zinc), los cuales se lixiviaban continuamente a la superficie inhibiendo el establecimiento de las velíferas. Considerando su eficacia, una amplia variedad de biocidas han sido incorporados en los revestimientos previniendo las incrustaciones (Passamaneck & Pucherelli, 2018). Lamentablemente muchos de estos compuestos han resultado tóxicos para el ambiente perjudicando especies no blanco (revisado en Thomas & Brooks, 2010). Los revestimientos basados en biocidas pueden subdividirse en tres (Fig. 40) (Lejars *et al.*, 2012).

-Revestimientos de lixiviación por contacto: este es un tipo de pinturas anti-incrustantes que utilizan ligantes de alto peso molecular que los hacen insolubles en agua, tales como acrílicos, vinilos, epoxy o polímeros de plástico clorinados. Debido a su fuerza mecánica se pueden incorporar grandes cantidades de tóxicos. Al estar en contacto estas moléculas unas con otras, permiten la liberación gradual de los tóxicos. Ya que los ligantes no se disuelven, como los tóxicos que liberan, quedan huecos permitiendo que penetre el agua y disuelva una siguiente capa de tóxicos. Con el tiempo, la tasa de liberación va decreciendo y la eficiencia del revestimiento disminuye. Es por eso por lo que su eficacia dura alrededor de 12 a 24 meses, dependiendo de las condiciones de exposición.

-Polímero de agotamiento controlado: También conocidos como pinturas erosionables ya que tanto el tóxico como el ligante se disuelven en el agua. Debido a esto la protección no dura más de 12 a 15 meses. Por esta razón recientemente se han desarrollado nuevas fórmulas en las que los biocidas se encuentran mezclados con un ligante reforzado mediante resinas orgánicas sintéticas, lo que le permite controlar la hidratación y la disolución de los ligantes solubles ofreciendo un mayor tiempo de protección.

-Copolímero auto-degradables: Este revestimiento está basado en copolímeros acrílicos o metacrílicos que son fácilmente solubles en agua. Mezclados con los biocidas confieren una superficie lisa y la habilidad de regular la tasa de lixiviación a través del control de la tasa de erosión del ligante. Los organismos incrustantes que se adhieran sobre la capa del

recubrimiento son eliminados junto con el ligante, el cual se descompone mediante hidrolisis de los grupos de cadenas de copolímeros.

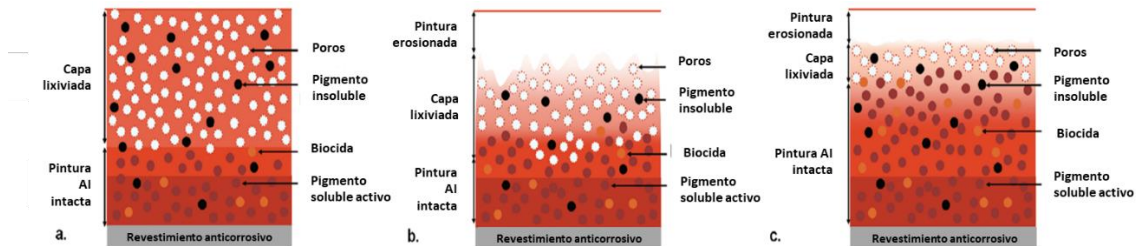


Figura 40. Esquema ilustrando el comportamiento de un sistema anti-incrustante (AI) basado en biocidas expuesto al agua. (a) Revestimientos de lixiviación por contacto; (b) Polímero de agotamiento controlado; (c) Copolímeros auto-degradables.

Otro tipo de revestimientos tóxicos son aquellos basados en enzimas (Fig. 41). Existen enzimas capaces de degradar el material bioadhesivo del organismo incrustante (biso), o producir componentes biocidas. A pesar de su indudable contaminación al ambiente, existen una variedad de enzimas que han sido exploradas como anti-incrustantes no tóxicos. Ejemplo de esto es la Alcalasa, la cual es biodegradable (Lejars *et al.*, 2012).

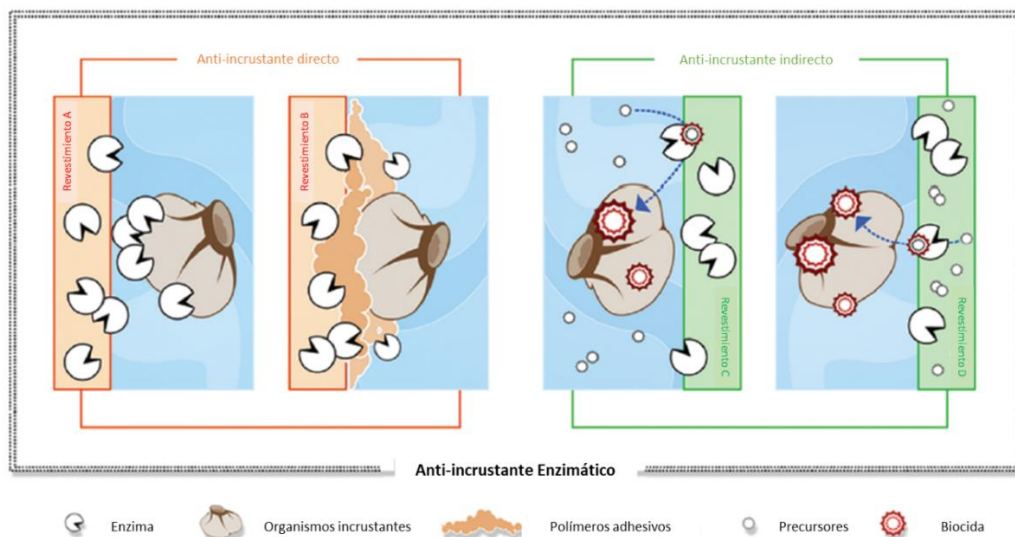


Figura 41. Clasificación y mecanismo propuesto de los anti-incrustantes enzimáticos. Revestimiento A es basado en biocidas directos. Revestimiento B es basado en degradantes de adhesivos directos. Revestimiento C es basado en anti-incrustantes indirectos con sustrato en el medio ambiente. Revestimiento D es basado en anti-incrustantes indirectos con el sustrato proporcionado por la pintura (Tomado de Lejars *et al.*, 2012).

Revestimientos no tóxicos

Debido a la contaminación ambiental provocada por los revestimientos, se llegó a la necesidad de desarrollar métodos no tóxicos para evitar la incrustación de estos mejillones. Los revestimientos anti-adhesivos carecen de biocidas. Estos revestimientos no permiten la adhesión de los organismos incrustantes y la superficie, por lo que los organismos incrustantes pueden desprenderse por el estrés hidrodinámico durante la navegación o por simple limpieza mecánica. Están hechos de materiales elastómericos, y pueden ser aplicados mediante aspersión sin aire. Estos revestimientos están basados en silicona o flúor (Anderson *et al.*, 2003; Piazza *et al.*, 2018). Ya que los mejillones no puedan fijarse físicamente a estos revestimientos, se adhieren a otros organismos (algas, biofilmes, plantas acuáticas) que se acumulan en la superficie, por lo que parecería que estuvieran firmemente adheridos (U.S. Department of the Interior Bureau of Reclamation, 2014). Este método se basa en dos propiedades físicas: la baja energía superficial y poca resistencia a deformarse elásticamente. La baja energía superficial del material evita que el adhesivo de mejillón humedezca la superficie impidiendo su unión con la silicona. Mientras su poca resistencia a deformarse elásticamente permite retirar los mejillones desprendiéndolos poco a poco en lugar de arrancarlos, lo que requería de mayor energía (Anderson *et al.*, 2003; U.S. Department of the Interior Bureau of Reclamation, 2014). Aunque su efectividad ya ha sido probada, aún tienen algunos inconvenientes. La resistencia a daños mecánicos y la incompatibilidad con otros ya existentes en muchas superficies de infraestructura. Por otra parte, debido a su naturaleza es común que se dañen durante los procedimientos de instalación, inspección y mantenimiento. Y desafortunadamente estas áreas dañadas pueden quedar expuestas siendo susceptibles de la colonización de mejillones (U.S. Department of the Interior Bureau of Reclamation, 2014; Passamaneck & Pucherelli, 2018). A pesar de las múltiples aseveraciones sobre la carencia de toxicidad los revestimientos anti-adherentes (Meehan *et al.*, 1999; Anderson *et al.*, 2003; Lejars *et al.*, 2012), un estudio reciente (Piazza *et al.*, 2018) sugiere lo contrario, ya que se comprobó la toxicidad en balanos, provocada por un componente no metálico proveniente de la lixiviación del revestimiento.

9.3 Métodos Biológicos

Los controles de tipo biológico no son tan utilizados como los químicos o físicos, ya que los de tipo biológico a pesar de resultar benéficos para el control de los mejillones, también pueden perjudicar al ecosistema.

Para esto es imperativo conocer las especies de organismos que son enemigos del organismo blanco, ya sea que compitan por espacio, sean predadores del organismo, o sean parásitos o patógenos letales para el organismo a tratar.

Se ha observado que ciertos animales pueden agregar a su dieta este tipo de mejillones, ejemplo de ello son las nutrias ya que tienen una dieta muy variada, por lo que pueden ayudar a mantener las poblaciones de mejillones bajo control. Ciertos peces como percas, bagres, y varias especies moluscívoras, así como varias especies de aves por adaptación pueden llegar a ser consumidores de mejillones. Igualmente, se ha observado que si se les agrega en la dieta a ciertas tortugas en cautiverio, lo aceptan bien. Por otra parte, algunos estudios han revelado el potencial selectivo de depredación del acocil *Pacifastacus leniusculus* sobre los mejillones cebra (Ver la sección 5.9).

9.3.1 Exposición a patógenos y parásitos en grandes concentraciones

Se trata de un método de biocontrol que bajo ciertas condiciones puede resultar efectivo.

En el caso del mejillón cebra, las especies de parásitos que llegan a ser letales o a afectar su reproducción son: los tremátodos *Bucephalus polymorphus*, *Aspidogaster* sp., *Phyllodistomum sporocysts*; los ciliados de los órdenes Scuticociliatida tales como *Conchophthirus acuminatus*, *C. klimentinus*; además de Rhynchodida tales como *Hypocomagalma dreissenae*, *Sphenophrya dreissenae*, y *Sphenophrya naumiana* (Burlakova et al., 1998; Molloy, 2002; Peribañez et al., 2006; Lajtner et al., 2008).

De la misma manera que los parásitos, existen patógenos específicos como el caso de la bacteria *Pseudomonas fluorescens* que anteriormente se mencionó que resulta letal para los mejillones del género *Dreissena* y que actualmente está siendo usada como una

prometedora medida de control biológico de estos organismos bajo el nombre comercial de Zequanox^(TM) (Molloy *et al.*, 2013) (Ver sección 9.3.3).

Igualmente, se han utilizado otras bacterias tales como *Aeromonas* spp., que han demostrado que pueden servir como control biológico para mejillones deisénidos. Diferentes especies de *Aeromonas* (*A. jandaei*, *A. veronii* y *A. media*) son patógenos para *D. polymorpha* y *D. bugensis*, fueron descubiertas al ser aisladas de mejillones muertos y cuando se inocularon en mejillones vivos, estas bacterias resultaron letales para los bivalvos (Maki *et al.*, 1998). Otras especies que resultan letales para el mejillón cebrado son *A. salmonicida salmonicida* (ATCC 33678) y *A. hydrophila* (ATCC 7966).

En el mismo sentido se ha reportado que diferentes especies de *Bacillus* (*B. alvei*, *B. brevis*, *B. circulans*, *B. laterosporus*) son letales para diferentes etapas del ciclo de vida de los mejillones. Si estas bacterias se utilizaban en conjunto con los antibióticos Gramicidina S y Gramicidina D, el efecto letal se potenciaba (Singer *et al.*, 1997).

Por otra parte, las cianobacterias reducen el éxito reproductivo (fertilización y desove) de los mejillones (Boegehold *et al.*, 2018). Un aspecto interesante es que la fertilización resulta ser más sensible, puesto que la motilidad de los espermatozoides de los mejillones se ve perjudicada, lo cual puede reducir significativamente su éxito reproductivo (Boegehold *et al.*, 2019). Esto podría considerarse para un nuevo método de control para ambos mejillones invasores, sin embargo, se deberá de considerar el posible efecto sobre otras especies de mejillones, incluyendo a los unionídeos nativos (Boegehold *et al.*, 2018).

9.3.2 Métodos Endócrinos

En los 90's se sugirió que el desove del mejillón cebrado era inicialmente desencadenado por químicos presentes en el fitoplancton, mientras que químicos asociados con los gametos actuaban como feromonas especie-específicas proporcionando una retroalimentación positiva para el desove. Más tarde se determinó que esta respuesta a químicos ambientales estaba mediada internamente por la serotonina (5-HT). La serotonina es un inductor de la maduración de los ovocitos y del desove en los moluscos. Tanto machos como hembras pueden ser inducidos mediante aplicación interna o externa de 5-HT (Ram *et al.*, 1992). Sin

embargo, en algunos casos las hembras eran menos estimuladas que los machos (Ram *et al.*, 1993). Otras sustancias químicas también fueron evaluadas con éxito para la inducción del desove en mejillón cebra, entre ellas varios fármacos inhibidores selectivos de la recaptación de serotonina (ISHS) (Ram *et al.*, 1996b; Fong, 1998) y se demostró que con algunos antagonistas de 5-HT (methiothepin y metergoline) se podía inhibir el desove (Fong *et al.*, 1994). Estos estudios se realizaron con la idea de desarrollar un método de control basado en la regulación del desove. De tal manera que se provocaran desoves prematuros cuando los niveles de fitoplancton en los cuerpos de agua aún eran bajos, significando que habría poco alimento disponible para las velígeras y en consecuencia estas morirían antes de poder establecerse (Ram *et al.*, 1992). Aunque la estrategia puede resultar adecuada, existe el inconveniente de la especificidad, ya que no sólo afectaría a los bivalvos invasores, sino también a los nativos.

9.3.3 Zequanox®

A este tratamiento se le describe como un biopesticida o molusquicida de origen natural que ofrece un método de control altamente eficaz y ambientalmente compatible para erradicar a estos mejillones invasores.

Se compone 100% de células muertas derivadas de bacterias del suelo y agua (*Pseudomonas fluorescens* cepa CL154A) y sirve para controlar a los mejillones en todas sus etapas de vida, es biodegradable, no es corrosivo y tampoco es volátil. El zequanox se utiliza en forma de polvo y se administra directamente al agua (Meehan, 2014). Al no resultar deterrente los mejillones lo ingieren y el zequanox provoca lisis y degradación de la glándula digestiva y los enterocitos del intestino del mejillón causándole la muerte (Waller *et al.*, 2016). También ofrece la ventaja de matar a los mejillones más rápidamente que otros productos.

Se han realizado estudios de toxicidad en los diferentes organismos con los que conviven los mejillones cebra y quagga ya que existe la posibilidad de que pudieran ser expuestos a esta misma bacteria. A partir de los estudios realizados se ha comprobado que Zequanox es altamente selectivo en su modo de acción y afecta principalmente a los mejillones, a partir

de lo cual se ha generado una lista de aquellos organismos a los cuales les podría causar daño este tratamiento y de los que son resistentes a la bacteria *P. fluorescens* (EE. UU. Documento de acción de registro de biopesticidas ante la Environmental Protection Agency - EPA, 2012). Las pruebas se han hecho principalmente con diferentes especies de bivalvos, entre ellos un mitilido y seis uniónidos (*Mytilus edulis*, *Pyganodon grandis*, *Pyganodon cataracta*, *Lasmigona compressa*, *Strophitus undulatus*, *Lampsilis radiata*, *Elliptio complanata*), peces (*Pimephales promelas*, *Salmo trutta*, *Lepomis macrochirus*), ciliados (*Colpidium colpoda*), cladóceros (*Daphnia magna*) y anfípodos. De todos estos sólo se encontró cierta mortalidad en el anfípodo *Hyallela azteca* (3 – 27 %), aunque se consideró que dicha mortalidad podría no haber estado relacionada con Zequanox sino con la calidad del agua (Molloy *et al.*, 2013). En otros estudios se comprobó su inocuidad hacia otros moluscos del género *Anodonta*, un quironómido (*Chironomus plumosus*) y un acocil (*Austropotamobius pallipes*) (Meehan *et al.*, 2014). Y más recientemente su inocuidad fue comprobada en el anfípodo (*Gammarus lacustris lacustris*) y en el efemeróptero *Hexagenia* sp. (Waller *et al.*, 2016).

Pruebas de laboratorio han encontrado tasas de mortalidad de mejillones superiores a 90%. En pruebas de campo se han observado mortalidades de mejillones adultos tan bajas como de 36% hasta tan altas como 100%, dependiendo del cuerpo de agua que fuese tratada. Independientemente de esto, todas las pruebas han mostrado reducción en las tasas de establecimientos de velígeras hasta del 85% (Passamaneck & Pucherelli, 2018).

El Zequanox se ha utilizado en diversos lugares como: instalación de generación de energía de Ontario, Canadá en la cual se encontraban ambas especies, cebras y quaggas; la instalación de generación de energía de Oklahoma, en este sólo se encontraba el mejillón cebra; MBI Lab, Presa San Justo, California (cebras); Presa Davis, Río Colorado, Arizona; Lago Deep Quarry, Chicago (quagga); estos por mencionar algunos.

Dada su eficacia en estos y otros lugares el Zequanox fue aprobado por la EPA en 2014 para ser utilizado en aguas abiertas.

A pesar de la especificidad y eficacia que ha mostrado este método para la erradicación del mejillón, no ha sido probado con organismos que radican en México. Las especies con las

que podrían llegar a convivir los mejillones dreisénidos en México y que podrían verse afectados por el zequanox se presentan en la Tabla 8.

Tabla 8. Especies que se distribuyen en México y que pudiesen llegar a convivir con el mejillón cebra y quagga (© 2014, Marrone Bio Innovations, Inn).

Peces	Moluscos	Plantas y algas	Otros
<i>Lepomis macrochirus</i>	<i>Megalonaia nervosa</i>	Malvaceas	<i>Daphnia magna</i>
<i>Ictalurus punctatus</i>		Solanaceas	<i>Hyalella azteca</i>
<i>Cyprinus carpio</i>			Quironómidos
<i>Pimephales promelas</i>			
<i>Micropterus salmoides</i>			
<i>Oncorhynchus mykiss</i>			

9.4 Métodos Genéticos

En mayo del 2019, la comisión de los Grandes Lagos (Great Lake commission) organizó un webinar, en el que los doctores Yale Passamaneck y Michael McCartney dieron a conocer el proyecto de secuenciación del genoma de los dreisénidos, cuyo principal objetivo era generar una base de datos que favoreciera los trabajos encaminados a la utilización de técnicas como CRISPR-Cas9 para introducir una mutación deletérea y esparcirla mediante genética dirigida para eliminar las poblaciones de mejillones. Otra aproximación se enfocaba en la búsqueda de genes que resultaran esenciales para la fisiología del organismo, y eliminarlos en cierto momento para decimar las poblaciones de mejillones. Este proyecto será de gran importancia para el manejo y erradicación de los dreisénidos invasores (Passamaneck, 2019b).

Otro método de control genético que se ha empezado a desarrollar se basa en la idea de provocar una neoplasia diseminativa entre las poblaciones de mejillones dreisénidos. Esta enfermedad es un tipo muy raro de cáncer, en el que las células neoplásicas (cancerígenas) son transferidas directamente de un individuo a otros (Strakova & Murchison, 2015). A pesar de ser principalmente estudiada en perros, recientemente se ha descubierto en otros

mamíferos como los demonios de Tasmania (Pye et al., 2016), y también se ha observado que este tipo de neoplasia se puede presentar en moluscos. En los bivalvos marinos, *Mya arenaria*, *Mytilus* spp. y *Ostrea edulis* se ha detectado hasta dos tipos diferentes de cáncer, la neoplasia diseminativa y neoplasia gonadal (Carballal et al., 2015). Metzger et al. (2015) estudiando poblaciones enfermas de *Mya arenaria* encontraron que el genotipo de las células neoplásicas (leucémicas) provenientes de mejillones enfermos de la misma especie no coincidía con el genotipo del hospedero, sin embargo, las células neoplásicas si compartían el mismo genotipo, lo cual indicaba que el cáncer dispersado entre los animales se desarrolló a partir de células clonales transmitidas horizontalmente, probablemente derivadas de un individuo inicial (Fig. 42). Con base en lo anterior fue presentado un nuevo proyecto en el webinar de marzo del 2019 para el desarrollo de un nuevo método de control del mejillón cebra, que sería liderado por los doctores Steve Suhr y Marie-Claude Senut, del Biomilab, LLC, quienes se han venido enfocando en tres factores oncogénicos básicos: TERT, p53 y SV40. Esto porque sobreexpresando TERT se puede conseguir la inmortalidad de las células, mientras que la expresión de SV40 podría ser utilizada en la activación y supresión de múltiples vías oncogénicas. Finalmente, la inactivación de p53 frenaría el ciclo celular y reprimiría la apoptosis (muerte celular) (Passamaneck, 2019a).

Efectivamente, la inducción de neoplasia diseminativa resultaría en la reducción de la densidad poblacional de mejillones por un periodo considerable de tiempo. Algo que es muy importante evaluar es la posible afectación a especies no blanco, y considerar la posibilidad del potencial esparcimiento del cáncer mediante la dispersión del mejillón, así como las eventuales repercusiones en la riqueza y diversidad de los sitios que invadan. Por último, no se debe descartar la posible mutación de la enfermedad, lo que podría incluso llegar a impactar en otros organismos no relacionados a los bivalvos. Finalmente, es imperativo tomar en cuenta el potencial adaptativo de la especie para resistir la enfermedad.

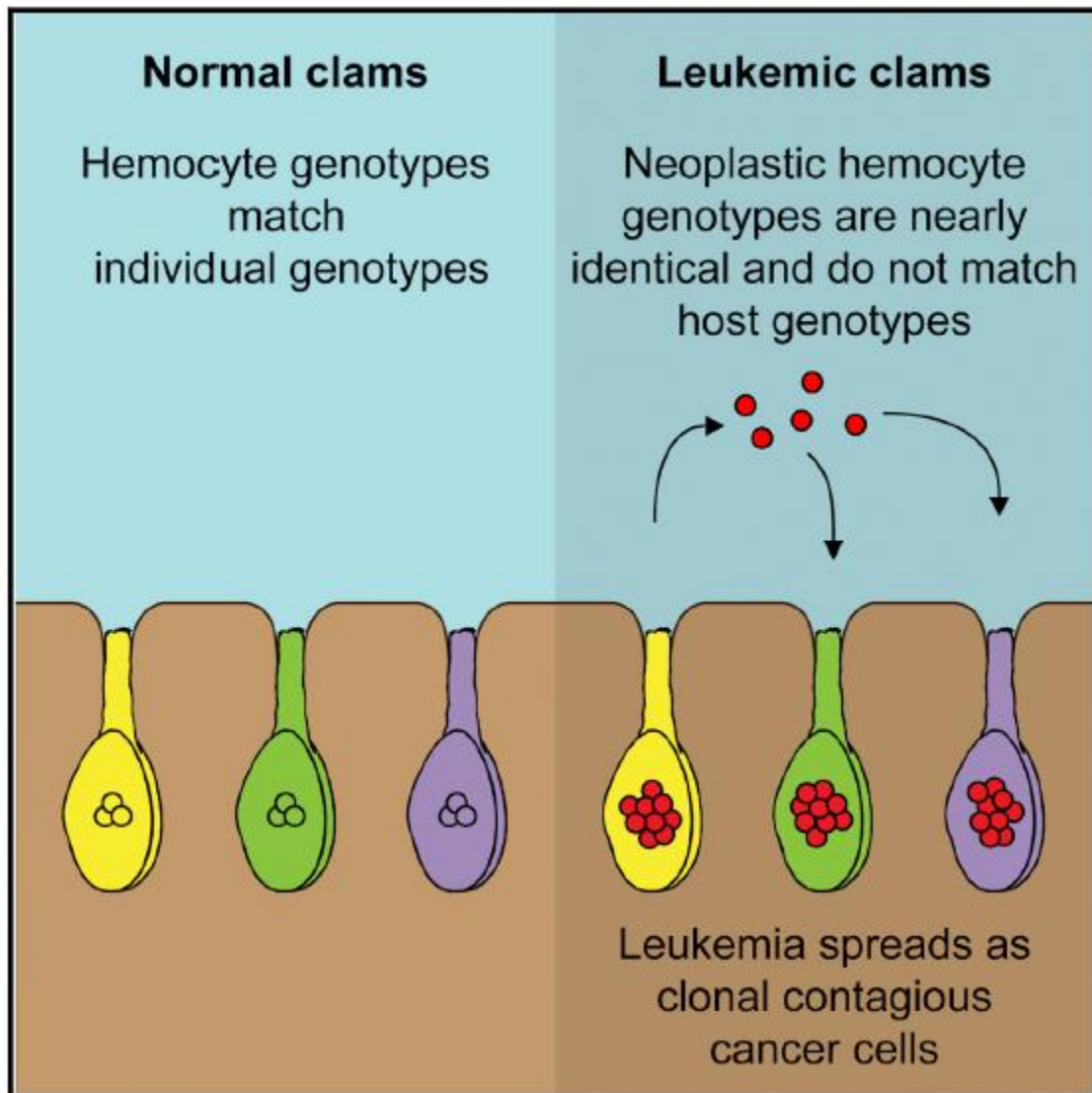


Figura 42. Transmisión horizontal de células cancerosas clonales. Tomado de Metzger *et al.* (2015).

10. Mejillones dreisénidos y Cambio Climático

Las temperaturas promedio mundiales en la tierra han aumentado aproximadamente 0.6 °C durante el siglo pasado. Los modelos actuales de cambio climático a escala global predicen un aumento de temperatura en promedio de 3 a 5 °C para el período 2070–2100 (IPCC, 2014). Esta tasa de cambio no tiene precedentes y, por lo tanto, las consecuencias para las especies o incluso los ecosistemas son en gran medida desconocidas. La evidencia de los efectos del cambio global en curso sobre la biodiversidad se está acumulando. Un

claro ejemplo es la gran cantidad de desplazamientos altitudinales o hacia los polos que han sido observados en los animales (Mendoza-Alfaro & Álvarez-Torres, 2012).

El cambio climático y las especies invasoras han sido reconocidos como dos de las causas más importantes de pérdida de biodiversidad en los ecosistemas de agua dulce (Sala *et al.*, 2000) y se espera que provoquen grandes extinciones de especies en el futuro a corto y largo plazo (Thomas *et al.*, 2004). Bajo condiciones climáticas cambiantes, las especies se ven obligadas a adaptarse o cambiar su rango de distribución geográfico siguiendo los cambios climáticos, y ciertamente muchas migraciones de especies ya se han documentado en una variedad de hábitats. Se ha sugerido que, en comparación con las especies nativas, es más probable que las especies invasoras se adapten a las nuevas condiciones climáticas porque suelen ser abundantes, toleran una amplia gama de condiciones climáticas, cubren amplios rangos geográficos y tienen rasgos biológicos altamente competitivos (Hellmann *et al.*, 2008). Esto, sin duda, intensificará la amenaza conjunta que representan el calentamiento global y las especies invasoras en las poblaciones nativas.

Considerando las principales vías de introducción de los mejillones dreisénidos en Norteamérica se esperaría que una mayor frecuencia en el movimiento de botes facilitara la dispersión de los mejillones cebra y quagga. Esto porque a medida que las temperaturas se mantendrán más elevadas durante períodos de tiempo más prolongados los cuerpos de agua permanecerán sin hielo durante más tiempo, por lo que el tráfico de embarcaciones aumentaría y además las actividades recreativas, incluyendo las acuáticas en las que se usan botes, podrán moverse hacia nuevas áreas (Thomas & Kane, 2008). Si bien las latitudes y altitudes más altas en los EE. UU. y Canadá podrán volverse más adecuadas para la invasión del mejillón cebra, los hábitats en el extremo Sur de su área de distribución podrían volverse menos adecuados.

A diferencia de algunas especies, los mejillones cebra tienen poca capacidad de ajuste metabólico al cambio de temperatura. A este respecto, uno de los aspectos que más ha llamado la atención es el posible aumento de sus tasas de filtración, lo que supondría mayores impactos negativos a nivel ecológico y económico. Esto con base en que se trata de organismos poiquiloterms cuya temperatura varía con las fluctuaciones de la

temperatura ambiental. Esto explica por qué la tasa metabólica de los mejillones dreisénidos muestra una relación directamente proporcional a los cambios de temperatura (Aldrige *et al.*, 1995; Jilek *et al.*, 2009). Sin embargo, en simulaciones utilizando los escenarios de cambio climático se ha concluido que no existen diferencias significativas entre las tasas de filtración tanto a las temperaturas promedio actuales del agua como a las temperaturas promedio aumentadas del agua debido al cambio climático (Jilek *et al.*, op. cit.). Mientras que a nivel experimental se ha observado que la filtración aumenta hasta los 22 °C y a partir de esta temperatura empieza a descender (Aldrige *et al.*, 1995; Ng *et al.*, 2016). Esto puede deberse a la relación inversa que presentan la temperatura con la disponibilidad de oxígeno en el ambiente, ya que al aumentar la temperatura los mejillones disminuirían su tasa de respiración y, por ende, su filtración (Stoeckmann & Garton, 2001). A este respecto, se debe considerar que, a diferencia del mejillón cebrado, la plasticidad fenotípica presentada por los mejillones quagga les confiere la capacidad de adaptarse rápidamente a otros ambientes ajustando su metabolismo según la temperatura y disponibilidad de oxígeno presente (Nalepa *et al.*, 2010; Tyner *et al.*, 2015).

Por otra parte, a medida que aumenta la turbidez el consumo de oxígeno del mejillón cebrado disminuye, lo que puede deberse a un aumento de partículas no digeribles que obstruyen las branquias. Con base en estos resultados Alexander & McMahon (2004) plantearon la hipótesis de que las condiciones más estresantes para los mejillones cebrados serían las condiciones de temperatura y turbidez alta. El cambio climático puede llevar a estas condiciones de alta temperatura en los ríos y lagos de baja altitud y latitud en los EE. UU., lo que hará que estos hábitats sean menos adecuados para los mejillones cebrados; si estos cambios se combinan con el aumento de la turbidez debido a la alteración de la precipitación y los patrones de uso del suelo, las condiciones podrían ser demasiado estresantes para los mejillones cebrados en estos hábitats. Además, se ha observado que las perturbaciones que resultan en la muerte de los adultos y por lo tanto en la disminución del reclutamiento de juveniles de 1 año estabilizan las poblaciones de mejillón cebrado (Strayer & Malcom, 2006). Si los cambios en la hidrología debidos al cambio climático incluyen inundaciones más intensas, este tipo de estabilización que limita el tamaño de la población

podrá ocurrir con mayor frecuencia, en contraste con una dinámica más cíclica que puede incluir densidades muy altas. Esto implicaría un manejo más fácil de poblaciones más estables y los impactos también podrían ser más estables (Strayer & Malcom, 2006).

La amplia distribución geográfica de los dreisénidos podría sugerir que son capaces de tolerar condiciones de temperatura amplias o que han evolucionado rápidamente genotipos adaptados localmente. Dado que las poblaciones de mejillones difieren geográficamente en su tolerancia térmica (Orlova, 2002), la adaptación rápida a las condiciones locales de temperatura ambiental parece ser más probable que una tolerancia general de un amplio rango de condiciones de temperatura. También existe evidencia genética de que se presentan procesos de adaptación local (Marsden *et al.*, 1996; Müller *et al.*, 2001). Dado que esto mejillones han invadido con éxito regiones geográficas en las que prevalecen temperaturas más elevadas, se esperaría que soportasen el aumento de las temperaturas del agua que se pronostican bajo los escenarios de cambio climático.

La modelización de los escenarios al 2050 sugiere que *D. polymorpha* se beneficiaría de las condiciones de cambio climático incrementando en 15 a 20% su área de distribución, principalmente hacia el Noreste de Europa, mientras que la distribución de los moluscos nativos en Europa se contraerá del 14 al 36%, sin contar que las áreas de los dreisénidos y los moluscos nativos se traslaparán en 24% (Gallardo & Aldridge, 2013). Este posible aumento en la distribución es muy probable debido a su habilidad para adaptarse a los cambios de temperatura, ejemplificados por su rápida invasión en Norteamérica y su tasa de dispersión en Europa. Sin embargo, en otros estudios de simulación (Griebeler & Seitz, 2007) se predice que los mejillones que normalmente habitan en una temperatura óptima de 20 °C podrán sobrevivir en situaciones de calentamiento con temperaturas máximas por debajo de 26 °C. Pero para mayores temperaturas se predicen extinciones de poblaciones de dreisénidos si no llegan a tener una adaptación rápida. Esto concordaría con mortalidades masivas observadas en la ribera del río Rin en un verano excepcionalmente cálido en 2003, aunque la deshidratación de los mejillones no sumergidos pudo haber contribuido. En todo caso se esperaría que el cambio climático provocara una expansión hacia el Norte (Jilek *et al.*, 2009).

10.1 Alteraciones en la química del agua

Aunque la mayoría de las predicciones sobre el cambio climático pronostican circunstancias mejoradas para las especies invasoras, algunos cambios en la química del agua pueden tener impactos negativos. Por ejemplo, los niveles más elevados esperados de dióxido de carbono atmosférico (CO₂) pueden disminuir la ventaja competitiva de los mejillones invasores (Gregg *et al.*, 2012). En efecto, los niveles más altos de CO₂ atmosférico aumentarían la concentración de CO₂ disuelto en el agua, lo que conduciría a un pH más bajo. Esto implicaría la disminución de los estados de saturación del carbonato de calcio, y bajo estas circunstancias los mejillones invasores deberían gastar más energía para sintetizar y mantener sus conchas. Dicho gasto energético restaría energía de los procesos que les dan una ventaja competitiva, como la rápida alimentación por filtración y la reproducción.

Aldridge & McIvor (2003) mostraron que la hipoxia (que a menudo se asocia con temperaturas elevadas del agua) induce a otros mejillones de agua dulce a liberar prematuramente sus huevos y, por lo tanto, a anticipar la reproducción en ese año.

Un aspecto de suma importancia es que las temperaturas letales dependerán del periodo de aclimatación (Gallardo & Aldridge, 2013). En efecto, los mejillones aclimatados a temperaturas más elevadas tienden a soportar mayores temperaturas, así por ejemplo Ng (2016) aclimató mejillones cebras a 30 °C durante 10 días y determinó que su temperatura letal media era de 37 °C. En el mismo sentido, Beyer *et al.* (2011) expusieron mejillones recolectados del río Fox en Wisconsin a temperaturas que oscilaron entre 32 y 54 °C, encontrando que la mortalidad del mejillón cebra aumentaba significativamente sólo después de los 38 °C, especialmente después de un tiempo de exposición prolongado. También observaron una mortalidad del 100% a 43 °C después de solo cinco minutos de exposición. Esto concuerda con otros estudios en los que se experimentó con mejillones cebras encontrados en el río Mississippi, pero de diferentes ubicaciones geográficas: Minnesota, Illinois y Luisiana. Al probar la tolerancia térmica a 32 °C se observó que los mejillones de Luisiana tardaban más tiempo en morir en comparación con los mejillones

tomados de lugares más al norte (Elderkin & Klerks, 2005). Su estudio sugiere que quizás las poblaciones de mejillón cebra tienen algún grado de adaptación local en amplios rangos latitudinales en donde están sometidos a diferentes ambientes térmicos. Esto sugeriría que las poblaciones existentes en Norteamérica (incluyendo las de México) podrían prevalecer en la mayor parte de las regiones que han invadido.

Un aspecto que se debe considerar es que en los estudios de modelización se asume por ejemplo que el alimento de los mejillones va a ser suficiente para mantener su crecimiento y que siempre estará disponible, pero las concentraciones de fitoplancton también estarían sujetas a los cambios ambientales causados por el calentamiento global (Straile, 2000). Por ejemplo, se ha postulado que el cambio climático favorecerá y estabilizará la dominancia de las cianobacterias en el fitoplancton, particularmente de *Microcystis* (Robarts *et al.*, 1987; Mooij *et al.*, 2005). Se ha descubierto que los mejillones cebra alteran el ciclo de nutrientes, interrumpiendo la dinámica microbiana, que cambia a su vez la composición de los protozoos, lo que da como resultado cambios en el proceso de remineralización, modificando así la disponibilidad de nutrientes solubles. Como consecuencia el aumento en el fósforo reactivo soluble y la disminución de la proporción de nitrógeno a fósforo podrían favorecer el dominio de las cianobacterias (Miller & Watzin, 2007). Como se mencionó en la sección 5.4 se ha documentado que los mejillones rechazan las cianobacterias por medio de las pseudoheces, lo que resultaba en mayores florecimientos de cianobacterias (Vanderploeg *et al.*, 2001), lo que podría intervenir con el crecimiento y desarrollo reproductivo de los mejillones (Boeghold *et al.*, 2018, 2019; ver sección 9.3). Adicionalmente, con el posible descenso en las tasas de filtración se exacerbarían los florecimientos de las cianobacterias (Ng, 2016).

Vale la pena considerar que, aunque se espera que el cambio climático vaya a alterar los ecosistemas dulceacuícolas, los efectos específicos van a variar entre las regiones y el tipo de cuerpo de agua. Por ejemplo, en Europa existen muchos lagos de pequeño volumen contruidos por el hombre, cuya limnología y morfometría difiere mucho de los grandes lagos que existen en Norteamérica. Debido a su menor volumen y ausencia de estratificación en verano, los cuerpos de agua poco profundos están menos influenciados

por las condiciones meteorológicas en el invierno que los cuerpos de agua más profundos, y responden más directamente a las condiciones climáticas prevalecientes. La importancia de la morfometría y la especificidad del sitio, sumadas a las fuertes desviaciones del clima local con respecto al clima global, implican que las predicciones específicas sobre los efectos del cambio climático solo se puedan hacer teniendo en cuenta un tipo específico de ecosistema y una región específica (Mooij *et al.*, 2005).

En conjunto, esto significa que la incertidumbre asociada a la futura distribución de las especies es alta, dependiendo de muchos factores que interactúan, lo que puede resultar en cambios menores de lo esperado. En este sentido, vale la pena señalar que los mejillones dreisénidos pueden responder al cambio climático de forma especialmente rápida debido a sus cortos tiempos generacionales, *e.g.* un mejillón cebrado nacido en primavera puede alcanzar la madurez reproductiva en octubre del mismo año. Esto concuerda con modelos de simulación de cambio climático en donde se ha observado que en diferentes escenarios de incremento de la temperatura el desove se anticipa y que se pueden alcanzar dos desoves por año (Griebeler & Seitz, 2007).

REFERENCIAS

- Ackerman, J. D., Ethier, C. R., Allen D. G. & Spelt, J. K.** 1992. Investigation of zebra mussel adhesión strength using rotating discs. *J. Env. Eng.* 118: 708-724.
- Ackerman, J. D., Loewen, M. R. & Hamblin, P. F.** 2001. Benthic-pelagic coupling over a Zebra Mussel reef in western Lake Erie. *Limnol. Oceanogr.* 46: 892-904.
- Ackerman, J. D.** 1999. Effect of velocity on the filter feeding of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): Implications for trophic dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1551-1561.
- Ackerman, J. D., Sim, B., Nichols, S. J. & Claudi, R.** 1994. A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): Comparisons with marine bivalves. *Canadian Journal of Zoology.* 72: 1169-1179.
- Aldridge, D. C., Elliott, P. & Moggridge, G. D.** 2004. The recent and rapid spread of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Great Britain. *Biological Conservation.* 119 (2): 253–261.
- Aldridge, D. C., Elliott, P. & Moggridge, G. D.** 2006. Microencapsulated BioBullets for the control of biofouling zebra mussels. *Environ. Sci. Technol.* 40: 975–979.
- Alexander, J. E. & McMahon, R. F.** 2004. Respiratory response to temperature and hypoxia in the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 137: 425–434.
- Al-Khalaifah, H. & Al-Nasser, A.** (November 23rd 2018). Immune Response of Molluscs, Molluscs, Genaro Diarte-Plata and Ruth Escamilla-Montes, IntechOpen, DOI: 10.5772/intechopen.81778. Available from: <https://www.intechopen.com/books/molluscs/immune-response-of-molluscs>
- Anderson, C., Atlar, M., Callow, M., Candries, M., Milne, A., & Townsin, R. L.** 2003 The development of foul-release coatings for seagoing vessels. *Journal of Marine Design and Operations.* 4: 11– 23.
- ANSIS.** 2007. Aquatic Nuisance Species Information System. Zebra mussel Information System, Department of Army Engineer Research Center, Corps of Engineers, Environmental Lab., Waterways Experiment Station, Vicksburg, MI. Fecha de actualización: Marzo de 2019 <https://el.erdc.dren.mil/ansrp/ANSIS/ansishelp.htm>.
- Antol, A., Kierat, J. & Czarnoleski, M.** 2018. Sedentary prey facing an acute predation risk: testing the hypothesis of inducible metabolite emisión suppression in zebra mussels, *Dreissena polymorpha*. *Hydrobiologia.* 810: 109 –117.
- Arnott, D. L. & Vanni, M. J.** 1996. Nitrogen and phosphorus recycling by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the western basin of Lake Erie. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53 (3): 646–659 DOI: 10.1139/cjfas-53-3-646.
- Arzul, I. & Carnegie, R. B.** 2015. New Perspective On The *Haplosporidian* Parasites Of Molluscs, *Journal of Invertebrate Pathology.* 131: 32-42 DOI: 10.1016/j.jip.2015.07.014.
- Astane, I., Gosling, E., Wilson, J. & Powell, E.** 2005. Genetic variability and phylogeography of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas). *Molecular Ecology.* 14: 1655-1666.
- Bacchetta, R., Mantecca, P. & Vailati, G.** 2001. Reproductive behavior of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* in Italy: a comparison between two populations. *Archiv für hydrobiologie.* 151 (2): 247-262.
- Baker, P., Baker, S. & Mann, R.** 1993. Criteria for predicting zebra mussel invasions in the Mid-Atlantic region. Virginia Sea Grant's Marine Advisory Program.
- Baker, S. M. & Hornbach, D. J.** 1997. Acute physiological effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) infestation on two unionid mussels, *Actiononaias ligamentina* and *Amblema plicata*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 54 (3): 512-519.

- Baldwin B. S., Mayer M. S., Dayton J., Pau N., Mendilla J., Sullivan M., Moore A., Ma A. & Mills E.L.** 2002. Comparative growth and feeding in Zebra and Quagga Mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59:680-694.
- Baldwin, B. S., Black, M., Sanjur, O., Gustafson, R., Lutz, R. A. & Vrijenhoek, R. C.** 1996. A diagnostic molecular marker for zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and potentially co-occurring bivalves: Mitochondrial COI. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 5: 9–14.
- Bastviken, D. T., Caraco, N. F. & Cole, J. J.** 1998. Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. *Freshwater biology*. 39 (2): 375-386.
- Bean, P. T., Bean, M. G. & Bonner, T. H.** 2009. Threatened fishes of the world: *Moxostoma congestum* (Baird and Girard, 1854) (Catostomidae). *Environmental biology fishes*. 83 (2):173-174.
- Beaver Pc. Jung Rc, & Cupp Ew.** 1984. Clinical Parasitology. Philadelphia, Usa: Lea y Febiger. 9th ed. pp 460. citado por Molloy *et al.* (1997)
- Beck, O.** 2017. Zebra Mussels' Impacto Austin Water Facilities. Austin Texas. <http://www.austintexas.gov/edims/document.cfm?id=283705>
- Beekey, M. A., McCabe, D. J. & Marsden, J. E.** 2004. Zebra Mussel colonisation of soft sediments facilitates invertebrate communities. *Freshw. Biol.* 49: 535-545.
- Beggel, S., Cerwenka, A., Brandner, J. & Geist, J.** 2015. Open access hell morphological versus genetic identification of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Aquat. Invasions* 10, 93-99 DOI: 10.3391/ai.2015.10.1.09.
- Belyaev, L. D., Galinsky, V., Nikitin, V. F. & M. A.** 1970. Fatovento. Fry in the Dnieprodzershinskoe water storage and its feed base. In: Biological Processes in Sea and Continental Water Reservoirs, pp. 42-43. Kishinev (in Russian) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Beninger, P. G., Le Pennec, G. & Le Pennec, M.** 2003. Demonstration of nutrient pathway from the digestive system to oocytes in the gonad intestinal loop of the scallop *Pecten maximus* L. *Biol. Bull.* 205: 83-92.
- Benson, A.** 2009. Zebra mussel sightings distribution. United States Geological Survey. <http://nas.er.usgs.gov/i>
- Benson, A. J., Raikow, D., Larson, J., Fusaro, A., Bogdanoff, A. K. & Elgin, A.** 2019a. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771): U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. Fecha de actualización: 18 de junio del 2019. <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?speciesID=5>.
- Benson, A., Westbrook, R. & Bladwin, W.** 2010. Zebra mussel and quagga mussel. DRAFT. Aquatic Invasions! A Menace to the West. Species Guide, Oregon Grant Sea. US Geological Survey. 11 p.
- Benson, A. J., Richerson, M. M., Maynard, E., Larson, J., Fusaro, A., Bogdanoff, A. K., Neilson, M. E. & Ashley Elgin.** 2019b. *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897): U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. Fecha de actualización: 18 de junio 2019 <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?speciesID=95>
- Berber, S., Ateş, S. & Acar, S.** 2018. First observation of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)) on the narrow-clawed crayfish inhabiting in some water sources of Turkey. *Ege Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 35 (1): 55-61 DOI:10.12714/egejfas.2018.35.1.10.
- Bially, A. & MacIsaac, H. J.** 2000. Fouling mussels (*Dreissena* spp.) colonize soft sediments in Lake Erie and facilitate benthic invertebrates. *Freshw. Biol.* 43: 85-97.
- bij de Vaate, A.** 1991. Distribution and aspects of population dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* Pallas 1771 in the IJsselmeer área (The Netherlands) *Oecologia* (Heidelherp) 86 (1) 40-50 (citado por Molloy *et al.*, 1997).

- Binelli, A., Galassi, S., & Provini, A.** 2001. Factors affecting the use of *Dreissena Polymorpha* as a bioindicator: the PCB pollution in Lake Como (N.Italy). *Water, Air, Soil Pollut.* 125: 19-32.
- Biro, P.** 1974. Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla*) in Lake Balaton. *Ann. Inst. Biol. (TihanyJ Hung. Acad. Sci.,* 41: 133-152 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Bobat, A., Hengirman, M. O. & Zapletal, W.** 2004. Zebra mussel and fouling problems in the euphrates basin. *Turk. J. Zool.* 28: 161-177.
- Bódis, E., Tóth, B. & Sousa, R.** 2014 Impact of *Dreissena* fouling on the physiological condition of native and invasive bivalves: interspecific and temporal variations. *Biol Invasions.* 16: 1373–1386.
- Boeckman, C. J. & Bidwell, J. R.** 2014. Density, growth, and reproduction of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in two Oklahoma reservoirs. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds.). *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control.* CRC Press, Boca Raton. 369–382 p.
- Boegehold, A. G., Alame, K., Johnson, N. S. & Kashian, D. R.** 2019. Cyanobacteria Reduce Motility of Quagga Mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) Sperm. *Environmental Toxicology and Chemistry.* 38 (2): 368-374 DOI: 10.1002/etc.4305.
- Boegehold, A. G., Johnson, N. S., Ram, J. L. & Kashian, D. R.** 2018. Cyanobacteria reduce quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) spawning and fertilization success. *Freshwater Science,* 37 (3): 510–518 DOI: 10.1086/698353.
- Boelman, S. F., Neilson, F. M., Dardeau, E. A., Jr. & Cross, T.** 1997. Zebra Mussel (*Dreissena Polymorpha*) Control Handbook for Facility Operators. Misc. Paper EL-97-1. Vicksburg, MS: U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station. Print.
- Bogan, A. E.** 1993. Freshwater bivalve extinctions (Mollusca: Unionoida): a search for causes. *American Zoologist.* 33 (6): 599-609.
- Borcherding, J.** 1991. The annual reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. *Oecologia.* 87 (2): 208-218.
- Borowiec, E.** 1975. Food of the coot (*Fulica atra* L.) in different phenological periods. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 22 (2): 157-166 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Botnariuc, N., Spataru, P. & Erhan, E.** 1964. The diet of the carp in the Flax Lake Crapinalijila assemblage. *Hidrobiologia.* 5: 197-215 (in Bulgarian) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Bowen, Z. H., Malvestuto, S. P., Davies, W. D. & Crance, J. H.** 1994. Evaluation of the mussel fishery in Wheeler Reservoir, Tennessee. *Journal of Freshwater Ecology.* 9: 313-319.
- Bowers, R., Sudomir, J. C., Kershner, M. W. & de Szalay, F. A.** 2005. The effects of predation and unionid burrowing on bivalve communities in a Laurentian Great Lake coastal wetland. *Hydrobiologia.* 545: 93–102.
- Bowers, R. W. & Szalay, F. A.** 2007. Fisher predation of zebra mussels attached to *Quadrula quadrula* (Bivalvia: Unionidae) and benthic molluscs in a Great Lakes coastal wetland. *Wetlands.* 27 (1): 203-208.
- Bradbury, P. C.** 1994. Parasitic protozoa of molluscs and crustacea. *Parasitic Protozoa.* 8: 139-263.
- Britton, D. K.** 2007. Western Quagga Mussels. U.S. Fish & Wildlife Service. Bruner, K. A., Fisher, S. W., & Landrum, P. F. 1994. The role of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in contaminant cycling: II. Zebra mussel contaminant accumulation from algae and suspended particles, and transfer to the benthic invertebrate, *Gammarus fasciatus*. *Journal of Great Lakes Research.* 20 (4): 735-750.
- Brown, J. E. & Stepien, C. A.** 2010. Population genetic history of the dreissenid mussel invasions: expansion patterns across North America. *Biol. Invasions.* 12: 3687-3710.
- Bruesewitz, D. A., Tank, J. L., Bernot, M. J., Richardson, W. B. & Strauss, E. A.** 2006. Seasonal effects of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on sediment denitrification rates in Pool 8 of the Upper Mississippi River. *Can. J Fish. Aquat. Sci.* 63 (5): 957–969 DOI: 10.1139/F06-002.

- Bruner, K. A., Fisher, S. W. & Landrum, P. F.** 1994. The role of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in contaminant cycling: II. Zebra mussel contaminant accumulation from algae and suspended particles, and transfer to the benthic invertebrate, *Gammarus fasciatus*. *Journal of Great Lakes Research*. 20 (4): 735-750.
- Budzynska, H., Romaniszyn, W., Romanski, J., Rubisz, A., Stangenberg, M. & W. Stangenberg.** 1956. The growth and the summer food of the economically most important fishes of the Goplo Lake. *Zool. Pol.* 7: 63-120 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Buley R. P., Hasler, C. T., Tix, J. A. Suski C. D. & Hubert T. D.** 2017. Can ozone be used to control the spread of freshwater Aquatic Invasive Species?. *Management of Biological Invasions*. 8 (1): 13–24
- Bunt, C. M., MacIsaac, H. J. & Sprules, W. G.** 1993. Pumping rates and projected filtering impacts of juvenile Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 50:1017-1022.
- Burlakova, L. E., Karatayev, A. L. & Molloy, D. P.** 1998. Field and Laboratory Studies of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) Infection by the Ciliate *Conchophthirus acuminatus* in the Republic of Belarus. *Journal of Invertebrate Pathology*. 71: 251–257.
- Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y. & Padilla, D. K.** 2000. The impact of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on unionid bivalves. *International Review of Hydrobiology*. 85 (56): 529-541.
- Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y. & Karatayev, V. A.** 2012. Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia*. 685 (1): 121-134.
- Burlakova, L. E., Tulumello, B. L., Karatayev, A. Y., Krebs, R. A., Schloesser, D. W., Paterson, W. L., Griffith, T. A., Scott, M. W., Crail, T., & Zanatta, D. T.** 2018. Competitive replacement of invasive congeners may relax impact on native species: Interactions among zebra, quagga, and native unionid mussels. *Plos one*. 9(12): e114926 DOI: 10.1371/journal.pone.0114926
- Bureson, E. M. & Ford, S. E.** 2004. A review of recent information on the Haplosporidia, with special reference to *Haplosporidium nelsoni* (MSX disease). *Aquat. Living Resour.* 17: 499-517.
- Bykova, O., Laursen, A., Bostan, V., Bautista, J. & McCarthy, L.** 2006. Do zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) alter lake water chemistry in a way that favours *Microcystis* growth? *Sci. Total, Environ.* 371 (13): 362–372 DOI: 10.1016/j.scitotenv.2006.08.022. PMID: 17011023.
- CABI.** 2018. *Dreissena polymorpha* (zebra mussel). In: Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. Fecha de actualización: Junio del 2019 en: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/85295>
- Calazans, S. H. C., Americo, J. A., Fernandes, F. C., Aldridge, D. C. & Rebelo, M. F.** 2013. Assessment of toxicity of dissolved and microencapsulated biocides for control of the Golden Mussel *Limnoperna fortunei*. *Marine Environmental Research*. 91:104-108
- Caraco, N. F., Cole, J. J., Raymond, P. A., Strayer, D. L., Pace, M. L., Findlay, S. E. & Fischer, D. T.** 1997. Zebra mussel invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing. *Ecology*. 78 (2): 588-602.
- Carballal, M. J., Barber, B. J., Iglesias, D. & Villalba, A.** 2015. Neoplastic diseases of marine bivalves. *Journal of invertebrate Pathology*. 131:83-106.
- Carlton, J. T.** 1993. Dispersal Mechanisms of the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*). En: En: Nalepa T. F. y Schlosser D. W. (editors), Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. 677-692 p.
- Casper, A. F. & Johnson, L. E.** 2010. Contrasting shell/tissue characteristics of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in relation to environmental heterogeneity in the St. Lawrence River. *J Great Lakes Res.* 36: 184–189.

- Chen, D., Gerstenberger, S. L., Mueting, S. A., & Wong, WH.** 2011. Environmental factors affecting settlement of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) veligers in Lake Mead, Nevada- Arizona, USA. *Aquatic Invasion*. 6: 149-156 DOI: 10.3391/ai2011.6.2.04.
- Chernogorenko, M. I. & Boshko, E. G.** 1992 Parasite fauna of aquatic organisms of the Dnestr and Dnestr Liman. Hydrobiological Condition of the Dnestr and Its Reservoirs. 321-329 p.
- Cheung, S., Yang, F., Chiu, J., Liu, C. & Shin, P.** 2009. Antipredator behaviour in the green-lipped mussel *Perna viridis*: byssus thread production depends on the mussel's position in clump. *Marine Ecology Progress Series*. 378: 145–151.
- Chiu, J. M. Y., Shin, Y., P. K. S., Yang, F. Y. & Cheung, S. G.** 2011. Can a scavenging gastropod with a mussel conspecific diet induce anti-predator defence in the mussel *Perna viridis*? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 401:85–88.
- Choi, W. J., Gerstenberg, S., McMahon, R. F. & Wong, W. H.** 2013. Estimating survival rates of quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) veliger larvae under summer and autumn temperature regimes in residual water of trailered watercraft at Lake Mead, USA. *Management of Biological Invasions*. 4 (1): 61-69.
- Churchill, C. J., Hoeinghaus, D. J. & La Point, T. W.** 2017. Environmental conditions increase growth rates and mortality of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) along the southern invasion front in North America. *Biol. Invasions*. 19:2355-2373. DOI:10.1007/s10530-017-1447-8
- Cia-Abaurre, I.** 2008. Ecología del mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*) en el tramo inferior de río Ebro. Problemática y posibilidades de control. Tesis Doctoral publicada por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Serie temática Naturaleza y Parques Naturales. ISBN: 978-84-9014-737-8.
- Cianfanelli S., Lori, E. & Bodon, M.** 2007. Chapter 5. Non-indigenous freshwater molluscs and their distribution in Italy. In: Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats, (Francesca Gherardi, ed.), Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology. 103-121 p.
- Claramunt, R. M., Wahl, D., Dolan, C., Dettmers, J. & Tucker, J.** 2019. Predation May (or May Not) Work to Control Zebra Mussels. Illinois Natural History Survey. <https://www.inhs.illinois.edu/resources/inhsreports/nov-dec98/aidebar/>
- Clarke, K.B.** 1952. The infestation of waterworks by *Dreissena polymorpha*, a freshwater mussel. *J. Inst. Water Eng.* 6: 370-379.
- Claudi, R. & Mackie, G. L.** 1993. Practical manual for zebra mussel monitoring and control. Lewis Publishers. London. 227 pp.
- Claudi, R. & Prescott, K.** 2011. Examination of calcium and pH as predictors of dreissenid mussel survival in California state water project. Prepared for California Department of Water Resources, Division of Operations and Maintenance Aquatic Nescience Species Program. RNT Consulting Inc.
- Claudi, R. A., Graves, A. C., Taraborelli, R. J., Prescott, K. & Mastitsky S. E.** 2012. Impact of pH on survival and settlement of dreissenid mussels. *Aquatic Invasions*. 7 (1): 21-28.
- Claudi, R. & Mackie, G. L.** 1994. Practical manual for zebra mussel monitoring and control. Boca Raton (US), CRC Press. 1-251 p.
- Claxton, W. T. & Boulding, E. G.** 1998. A new molecular technique for identifying field collections of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and quagga mussel (*Dreissena bugensis*) veliger larvae applied to eastern Lake Erie, Lake Ontario, and Lake Simcoe. *Can. J. Zool.* 76: 194-198.
- 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 (11): 2010- 2019.
- Cleven, E. J. & Frenzel P.** 1992. Populations dynamics and production of *Dreissena polymorpha* in the River Seerhein, the outlet of lake Costance. In: The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*.

- Ecology, Biology Monitoring and First Applications in the Water Quality Management. Neunemann, D and H. A. Jenner. (eds.). New York: Gustav Fischer 45-47 p. (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Cohen, A. N. & Weinstein, A.** 1998. The Potential Distribution and Abundance of Zebra Mussels in California. A report for CALFED and the California Urban Water Agencies. San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA.
- Cohen, A. N. & Weinstein, A.** 2001. Zebra Mussel's Calcium Threshold and Implications for its Potential Distribution in North America. A report for the California Sea Grant College Program, La Jolla CA, and the Department of Energy, National Energy Technology Center, Morgantown WV. San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA.
- Cohen, A. N.** 2005. A Review of Zebra Mussels' Environmental Requirements. A report for the California Department of Water Resources, Sacramento CA. San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA.
- Cohen, A. N.** 2007. Potential Distribution of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) and Quagga Mussels (*Dreissena bugensis*) in California. Phase 1 Report. A Report for the California Department of Fish and Game. 29 p.
- Comeau, S., Rainville, S., Baldwin, B., Austin, E., Gerstenberger, S. L., Cross, C. & Wong, W. H.** 2011. Susceptibility of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov) to hot-water sprays as a means of watercraft decontamination. *Biofouling*. 27: 267–274 DOI: 10.1080/08927014.2011.564275.
- Conn, D. B. & Conn, D. A.** 1993. Parasitism, predation, and other associations between dreissenid mussels and native animals in the St. Lawrence River. Proceedings: Third International Zebra Mussel Conference, 1993. Electric Power Research Institute, Inc., Pleasant Hill, CA. 225-234 p.
- Conn, D. B., Ricciardi, A., Babapulle, M. N., Klein, K. A. & Rosen, D. A.** 1996. *Chaetogaster limnaei* (Annelida: Oligochaeta) as a parasite of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*, and the quagga mussel *Dreissena bugensis* (Mollusca: Bivalvia). *Parasitology Research*. 82 (1):1.
- Corkum, L. D. & Cronin, D. J.** 2004. Habitat complexity reduces aggression and enhances consumption in crayfish. *Journal of Ethology*. 22 (1): 23-27.
- Cornell University.** 2005. LSC EIS 2.3.6 Mussels. 27/02/17, de Cornell University. <https://energyandsustainability.fs.cornell.edu/util/cooling/production/lsc/eis/mussels.cfm>
- Costa, R., Aldridge, D. C. & Moggridge, G. D.** 2011a. Preparation and evaluation of biocide-loaded particles to control the biofouling zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Chemical engineering research and design*. 89: 2322-2329.
- Costa, R., Moggridge, G. & Aldridge, D.** 2011b. Improved control of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) through BioBullets. In: Rajagopal, S., Jenner, H.A., Venugopalan, V.P. (eds.). *Operational and Environmental Consequences of Large Industrial Cooling Water Systems*, in press.
- Cotner, J. B., Gardner, W. S., Johnson, J. R., Sada, R. H., Cavaletto, J. F. & Heath, R.T.** 1995. Effects of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) on bacterioplankton: evidence for both size-selective consumption and growth stimulation. *J. Great Lakes Res.* 21: 517-528.
- Cotruvo, J. A. & Amato, H.** 2019. National Trends of Bladder Cancer and Trihalomethanes in Drinking Water: A Review and Multicountry Ecological Study. 23:171 DOI: 10.1177/1559325818807781.
- Coyle, B. P., P. H. Lord, W. H. Wong & M. F. Albright.** 2014. Preventing zebra mussel colonization: appropriate potassium permanganate application time and dose. In 47th Ann. Rept. SUNY Oneonta Biol. Fld. Sta., SUNY Oneonta. 11 p.
- Craft, C.D. & Myrick, C.A.** 2011. Evaluation of quagga mussel veliger thermal tolerance. Colorado Division of Wildlife. No. CSU1003, 21 p.

- Cusson, B. & de Lafontaine, Y.** 1997. Présence et abondance des larves de Moules zébrées dans la rivière Richelieu et le Saint-Laurent en 1996. Centre Saint-Laurent, Conservation de l'environnement, Environnement Canada- Région du Québec.
- Custer, C. M. & Custer, T. W.** 1996. Food habits of diving ducks in the Great Lakes after the zebra mussel invasion. *Journal of Field Ornithology*, 86-99. (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Czarnoleski, M. & Müller, T.** 2014. Antipredator strategy of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). From behavior to life history. En: Nalepa, T. F. & Schloesser D. (eds.). *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Taylor & Francis Group LLC, Boca Raton: 345–357 p.
- Czarnoleski, M., Kozłowski, J., Kubajak, P., Lewandowski, K., Müller, T., Stanczykowska, A. & Surówka, K.** 2006. Crosshabitat differences in crush resistance and growth pattern of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): effects of calcium availability and predator pressure. *Hidrobiología*. 165: 191–208.
- Czarnoleski, M., Müller, T., Adamus, K., Ogorzelska, G. & Sog, M.** 2010. Injured conspecifics alter mobility and byssus production in zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Fundamental and applied limnology/ Hidrobiología*. 176: 269–278.
- Czarnoleski, M., Müller, T., Kierat, J., Gryczkowski, L. & Chybowski, L.** 2011. Anchor down or hunker down: an experimental study on zebra mussels' response to predation risk from crayfish. *Animal Behaviour*. 82: 543–548.
- Daeschlein, G., Fenske, C., Scholz, S., Dahlke, S., Jünger, M. & Kramer, A.** 2015. Filtration effects of zebra mussels on pathogens and total bacterial burden in the Odra Lagoon (South Baltic). *Water Science & Technology*. 71 (9): 1354 – 1360.
- Dalton, L. B. & Cottrill, S.** 2013. Quagga and Zebra mussel risk via veliger transfer by overland hauled boats. *Management of Biological Invasion*. 4 (2): 129-133.
- Daoulas, C C & Economidis, P. S.** 1984. The feeding of *Rutilus rubilio* (Bonaparte) (Pisces, Cyprinidae) in Lake Trichonis, Greece. *Cybius*, 8: 29-38 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Darrigran G. & Damborenea M.** 2006. Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Editorial de la Universidad de La Plata. Argentina
- Darrigran, G.** 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological invasions*. 4 (1): 145-156.
- Dauids, C. & Kraak. M. H. S.** 1993. Trematode parasites of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). En: Nalepa T. F.y Schlosser D. W. (editors), *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Lewis ubl., Boca Raton, FL. 749-759 p.
- Davis, C. J., Ruhmann, E. K., Acharya, K., Chandra, S. & Jerde, C. L.** 2015. Successful survival, growth, and reproductive potential of quaggamussels in low calcium lake water: is there uncertainty of establishment risk? *PeerJ* 3:e1276
- De Ventura, L., Sarpe, D., Kopp, K. & Jokela, J.** 2016. Variability in phenotypic tolerance to low oxygen in invasive populations of quagga and zebra mussels. *Aquatic Invasions*. 11 (3): 267-276.
- Dean, D. M.** 1994. Investigations of biodeposition by *Dreissena polymorpha* and settling velocities of faeces and pseudofaeces. M.Sc. diss., University of Guelph, Guelph, Ontario.
- Dermott, R. & Munawar, M.** 1993. Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2298–2304.
- Dick J. T. A. & Platvoet, D.** 2000. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminated both native and exotic species. *Proceedings of the Royal Academy of London*. 267: 977–983.
- Dick, J. T. A., Platvoet, D. & Kelly, D. W.** 2002. Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 59 (6): 1078-1084 DOI: 10.1139/f02-074.

- Diggins, T.P., Weimer, M., Stewart, K.M., Baier, R.E., Meyer, A.E., Forsberg, R.F. & Goehle, M.A.** 2004. Epiphytic refugium: are two species of invading freshwater bivalves partitioning spatial resources? *Biol. Invasions*. 6: 83-88.
- Dioniso-Pires, L. M., Karlsson, K. M., Meriluoto, J., Kardinal, E., Vlisser, P. M., Siewertsen, K., Van Donk, E. & Ibelings, B. W.** 2004. Assimilation and depuration of microcystin-LR by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Aquatic Toxicology* 69: 385-396 DOI: 10.1016/j.aquatox.2004.06.004.
- Dmitrenko, M. A.** 1967. The food of roach (*Rutilus rutilus casjicus* Jar.) in the Volga delta. Tr. Kazan. Nauchno-Issled. inst. Ryb. Khoz., 23: 227-232 (in Russian). (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Doll, B.** 1997. Zebra mussel colonization: North Carolina's Risks. Sea Grant North Carolina, University of North Carolina, Raleigh, NC (UNC SG-97-01).
- Domm, S., McCauley, R. W., Kott, E., & Ackerman, J. D.** 1993. Physiological and taxonomic separation of two dreissenid mussels in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50 (11): 2294- 2297.
- Donaghy, L., Kim, B. K., Hong, H. K., Park, H. S. & Choi, K. S.** 2009a. Flow cytometry studies on the populations and immune parameters of the hemocytes of the Suminoe oyster, *Crassostrea ariakensis*. *Fish. Shellfish Immunol.* 27: 296-301 DOI: 10.1016/j.fsi.2009.05.010.
- Donaghy, L., Lambert, C., Choi, K. S. & Soudant, P.** 2009b. Hemocytes of the carpet shell clam (*Ruditapes decussatus*) and the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*): current knowledge and future prospects. *Aquaculture*. 297: 10-24 DOI: 10.1016/j.aquaculture.2009.09.003.
- Donskoy, D. M. & Ludyanskiy, M. L.** 1995. Low frequency sound as a control measure for zebra mussel fouling. In: The Fifth International Zebra Mussel and Other Aquatic Nuisance Organisms Conference. Pembroke (Canada), Toronto, Canada. 103–112 p.
- Dormon J. M., Cottrell, C. M., & Allen, D. G.** 1996. Copper and Copper-Nickel Alloys as Zebra Mussel Antifoulants. *Journal of Environmental Engineering*. 122 (4):276-283
- Drake, J. M. & Bossenbroek, J. M.** 2004. The potential distribution of zebra mussels in the United States. *BioScience*. 54 (10): 931-941.
- Draulans, D. & Wouters. R.** 1988. Density, growth and calorific value of *Dreissena polymorpha* (Mollusca: Bivalvia) in a pond created by sand extraction, and its importance as food for fish. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 118: 51-60 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Durán, C., Lanao, M., Anadón, A. & Touyá V.** 2010. Strategy of management of the zebra mussel invasion in the Ebro River basin. *Aquatic Invasions*. 5: 309–316.
- Early, T. A. & Glonek, T.** 1999. Zebra Mussel Destruction by a Lake Michigan Sponge: Populations, in Vivo ³¹P Nuclear Magnetic Resonance, and Phospholipid Profiling. *ENVIRONMENTAL SCIENCE AND TECHNOLOGY- WASHINGTON DC*, 33: 1957-1962.
- Earth Science Laboratories, Inc.** 2010. EarthTec: Algicide/Bactericide Product Summary.
- Effler, S. W., Brooks, C. M., Whitehead, K., Wagner, B., Doerr, S. M., Perkins, M. & Canale, R. P.** 1996. Impact of zebra mussel invasion on river water quality. *Water Environment Research*. 68 (2): 205-214.
- Effler, S. W. & Siegfried, C.** 1994. Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) populations in the Seneca River, New York: impact on oxygen resources. *Environ. Sci. Tech.* 28: 2216-2221.
- Egereva, I. V.** 1971. The feeding and feeding relations of fishes in the Kuibyshev reservoir. In: Volga 1. Problems of Studying and Rational Use of Biological Resources of Waterbodies Materials of the First Conference on Studying Waterbodies of the Volga Basin, pp. 268-273. Kuibyshev: Kuibyshev Publishing House (in Russian) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Ekroat, L. E., Mastellar, E. C., Shaffer, J. C. & Steele L. M.** 1993. The byssus of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): Morphology, byssal thread formation, and detachment. En: Nalepa T.

- F.y Schlosser D. W. (editors), *Zebra mussels: Biology, impacts, and control*. Lewis/ CRC Press, Inc., Boca Raton, FL. 239-264 p.
- Elderkin, C. L. & Klerks, P. L.** 2005. Variation in thermal tolerance among three Mississippi River populations of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *J Shellfish Research*. 24: 221–226.
- Elliott, P., Aldridge, D. C., Moggridge, G. D. & Chipps Michael.** 2007. The increasing effects of zebra mussels on water installations in England. *Water and Environmental Journal Promoting Sustainable Solution*. 19 (4): 337-367.
- Elliott, P.** 2005. The Zebra Mussel in England: Biology, Impacts, and Control Using Micro-Encapsulated Toxins. Ph.D. Thesis, University of Cambridge, Cambridge, U.K.
- Ellis, S. & MacIsaac, H. J.** 2009. Salinity tolerance of Great Lakes invaders. *Freshwater Biology*. 54: 77-89.
- Environmental Protection Agency (EPA).** 2012. Notification of alternate name change for MOI-401 EP (EPA Reg. No. 84059-5); addition of a new alternate name, Zequanox™ EP. 7p. https://www3.epa.gov/pesticides/chem_search/ppls/084059-00005-20120406.pdf
- Evariste, L., Auffret, M., Audonnet, S., Geffard, A., David, E., Brousseau, P., Fournier, M., & Betoulle, S.** 2016. Functional features of hemocyte subpopulations of the invasive mollusk species *Dreissena polymorpha*. *Fish. Shellfish Immunol*. 56 DOI: 10.1016/j.fsi.2016.06.054
- Evariste, L., David, E., Clutier, P. L., Brousseau, P., Auffret, M., Desrosiers, M., Groleau, P. E., Fournier, M. & Betoulle, S.** 2018. Field biomonitoring using the zebra mussel *Dreissena polymorpha* and the quagga mussel *Dreissena bugensis* following immunotoxic responses. Is there a need to separate the two species? *Environmental pollution*. 238: 706-716 DOI: 10.1016/j.envpol.2018.03.098
- Ewtushenko, N. Y., Potrokhov, A. S., & Zinkowsky, O. G. 1993. Black amur as an object of acclimatization: a review. *Gidrobiol. Zh.* 29: 49-56 (in Russian). (citado por Molloy *et al.*, 1997)
- Fahnenstiel, G. L., Bridgeman, T. B., Lang, G. A., McCormick, M. J. & Nalepa, T.F.** 1995a. Phytoplankton productivity in Saginaw Bay, Lake Huron: Effects of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization. *J. Great Lakes Res.* 21: 465-475.
- Fahnenstiel, G. L., Lang, G. A., Nalepa, T. F. & Johengen, T. H.** 1995b. Effects of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization on water quality parameters in Saginaw Bay, Lake Huron. *J. Great Lakes Res.* 21: 435-448.
- Faria, M., Ochoa, V., Blázquez, M., Juan, M. F. S., Lazzara, R., Lacorte, S., Soares, A. M. V. M. & Barata, C.** 2014. Separating natural from anthropogenic causes of impairment in Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations living across a pollution gradient. *Aquat. Toxicol.* 152: 82-95 DOI: 10.1016/j.aquatox.2014.03.020
- Fenchel T.** 1965. Ciliates from Scandinavian molluscs Ophellia, 2: 71- 74 citado por Molloy *et al.*, 1997
- Fenske, C.** 2002. The ecological importance of mussels, their effect on water quality and their possible use for coastal zone management. In: *Baltic Coastal Ecosystems: Structure, Function and Coastal Zone Management* (G. Schernewski & U. Schiewer, eds). Springer, Berlin. 53–64 p.
- Filuk, J., & Zmudzinski, L.** 1965. Feeding of Vistula Firth ichthyofauna. *Proc. Morskiego Inst. Rybackiego Ser. A*, 13, 43-55. (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Fisher, S. W., Stromberg, P., Bruner, K. A. & Boulet, L. D.** 1991. Molluscicidal activity of potassium to the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: toxicity and mode of action. *Aquat. Toxicol.* 20: 219-234.
- Fitzsimons, J. D., Brown, S. B., Honeyfield, D. C. & Hnath, J. G.** 1999. A review of early mortality syndrome in Great Lakes salmonids and its relationship with thiamine. *Ambio*. 28: 9–15.

- Fokin, S. I., Giamberini, L., Molloy, D. P. & bij de Vaate A.** 2003. Bacterial endocytobionts within endosymbiotic ciliates in *Dreissena polymorpha* (Lamellibranchia: Mollusca). *Acta Protozool* 42: 31–39.
- Fong, P. P.** 1998. Zebra Mussel Spawning Is Induced in Low Concentrations of Putative Serotonin Reuptake Inhibitor. *Biol. Bull.* 194: 143-149.
- Fong, P. P., Duncan, J. & Ram, J. L.** 1994. Inhibition and sex specific induction of spawning by serotonergic ligands in the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas). *Experientia*. 50: 506-509.
- Foster, A. M., Fuller, P., Benson, A., Constant, S., Raikow, D., Larson, J. & Fusaro, A.** 2019. *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774): U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. Fecha de actualización: 19 de junio de 2019. <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=92>.
- Franck L., Molloy D. P. & Vitali A.** 2002. Histological analysis of trematodes in *Dreissena polymorpha* their location, pathogenicity and distinguishing morphological characteristics. *Journal of Parasitology*. 88(5): 856-863
- Frank P. L., Collas, K., Remon Koopman, A. Jan Hendriks, Gerard van der Velde, Laura N. H. Verbrugge & Rob S. E. W. Leuven.** 2013. Effects of desiccation on native and non-native molluscs in rivers
- French, J. R. P. III.** 1993. How well can fishes prey on zebra mussels in eastern North America, *Fisheries*.18 (6): 13-19.
- French, J. R. P., III & Bur, M. T.** 1992. Predation of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by freshwater drum in western Lake Erie. En: Nalepa T. F.y Schlosser D. W. (editors), *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*,.. Lewis Publishers, Boca Raton, pp. 453-464. (citado por Molloy et al., 1997).
- Frischer, M. E., Nierzwicki-Bauer, S. A., Parsons, R. H., Vathanodorn, K. & Waitkus, K.R.** 2000. Interactions between Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) and microbial communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 591-599.
- Gallardo, B. & Aldridge, D. C.** 2013. Priority setting for invasive species management: risk assessment of Ponto-Caspian invasive species into Great Britain. *Ecological Applications* 23(2):352-364.
- Gallardo, B., Zu Ermgassen, P. S. & Aldridge, D. C.** 2013. Invasion ratcheting in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and the ability of native and invaded ranges to predict its global distribution. *Journal of Biogeography*. 40 (12): 2274-2284.
- Garner, J. T. & McGregor, S. W.** 2001. Current status of freshwater mussels (Unionidae, Margaritiferidae) in the Muscle Shoals area of Tennessee River in Alabama (Muscle Shoals revisited again). *American Malacological Bulletin*. 16 (12): 155-170.
- Garton, D. W., McMahon, R. & Stoeckmann, A. M.** 2014. Limiting environmental factors and competitive interactions between zebra and quagga mussels in North America. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds.). *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control*. CRC Press, Boca Raton. 383–402 p.
- Garton, D. W., Payne, C. D. & Montoya, J. P.** 2005. Flexible diet and trophic position of dreissenid mussels as inferred from stable isotopes of carbon and nitrogen. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62 (1): 119-112
- Gavlena, F. K.** 1977. Big-Headed Goby *Neogobius kessleri* (Günther) in the Volgograd Reservoir. *Vopr. Ikhtiol.* 17 (2): 103 (citado por Molloy et al., 1997).
- Gerdol, M.** 2017. Immune-related genes in gastropods and bivalves: a comparative overview. *ISJ* 14:103-118.

- Gergs, R. & Rothhaupt K.O.** 2015. Invasive species as driving factors for the structure of benthic communities in Lake Constance, Germany. *Hydrobiologia*.746: 245-254 DOI:10.1007/s10750-014-1931-4.
- Gillis, P. L. & Mackie, G. L.** 1994. The impact of *Dreissena polymorpha* on populations of Unionidae in Lake St. Clair. *Can. J. Zool.* 72: 1260-1271.
- Glomski, L. M.** 2015. Zebra Mussel Chemical Control Guide Version 2.0. Final Report, U.S. Army Corps of Engineers.
- Goedkoop, W., Sonesten, L., Ahlgren, G & Boberg, M.** 2000. Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57 (11): 2267-2279.
- Golikova, M. N.** 1960. Ecological-parasitological study of the biocoenosis of some lakes in the Kaliningrad district. III. Parasitofauna of fish. *Vestn. Leningr. Univ. Biol.* 15: 110-121.
- González-Santoyo, I. & Córdoba-Aguilar, A.** 2011. Phenoloxidase: a key component of the insect immune system. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 142: 1-16. DOI: 10.1111/j.1570-7458.2011.01187.x
- Gossiaux, D. C., Landrum, P. F. & Fisher, S. W.** 1998. The assimilation of contaminants from suspended sediment and algae by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Chemosphere*.36 (15): 3181-3197.
- Graczyk, T., Conn, D., Marcogliese, D., Graczyk, H. & de Lafontaine, Y.** 2003. Accumulation of human waterborne parasites by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian freshwater clams (*Corbicula fluminea*). *Parasitology Research*. 89 (2): 107-112.
- Griffiths, R. W.** 1993. Effects of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) on the Benthic Fauna of Lake St. Clair. En: Nalepa T. F.y Schlosser D. W. (editors), *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. 1993. 415-437 p.
- Grigorovich, I. A. Agradi, T. & Stepien, C.A.** 2008a. Occurrence of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the upper Mississippi River System. *Journal of Freshwater Ecology*. 23:429-435
- Grigorovich, I. A., Kelly, J. R. Darling, J. A. & West, C.W.** 2008b. The quagga mussel invades the Lake Superior basin. *J. Gt. Lakes Res.* 34: 342-350.
- Gu, J. & Mitchell, R.** 2002. Indigenous microflora and opportunistic pathogens of the freshwater zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Hydrobiologia*. 474: 81–90.
- Haag, W. R., Berg, D. J., Garton, D. W. & Farris, J. L.** 1993. Reduced survival and fitness in native bivalves in response to fouling by the introduced zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50 (1): 13-19.
- Hallac D. E. & Marsden J. E.** 2001. Comparison of conservation strategies for unionids threatened by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): periodic cleaning vs quarantine and translocation. *Journal of the North American Benthological Society*. 20: 200–210.
- Hallstan, S., Grandin, U. & Goedkoop, W.** 2010. Current and modeled potential distribution of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Sweden. *Biological Invasions*. 12 (1): 285-296.
- Hamad K.** 2015 Effect of preformed chloramines and chlorine to ammonia ratio on the formation of N-nitrosodimethylamine (NDMA) in Tarrant Regional Water District (TRWD) East Texas raw water delivery system. Dissertation. Tesis de maestría The University of Texas at Arlington. 82 p.
- Hannon, E. R., Kinsella, J. M., Calhoun, D. M., Joseph, M. B. & Johnson P. T. J.** 2016. Endohelminths in bird hosts from northern California and an analysis of the role of life history traits on parasite richness. *Journal of Parasitology*. 102 (2): 199-207.
- Hardege, J. D., Ram, J. L. & Bentley, M. G.** 1997. Activation of spawning in zebra mussels by algae-, cryptomonad-, and gamete-associated factors. *Exp. Biol. Online*. 2:2.

- Harzhauser, M., Mandic, O.** 2010. Neogene dreissenids in Central Europe: evolutionary shifts and diversity changes. En: van der Velde, G. et al. (eds.) *The Zebra mussel in Europe*. 11-28 p.
- Haskin, H. H. & Andrews, J. D.** 1988. Uncertainties and speculations about the life-cycle of the eastern oyster pathogen *Haplosporidium nelsoni* (MSX). In: Flsher WS (ed) Disease processes in marine bivalve molluscs. *Am Fish Soc Spec Publ* 18:5-22
- Hazlett, B. A.** 1994. Crayfish feeding responses to zebra mussels depend on microorganisms and learning. *Journal of Chemical Ecology*. 20: 2623–2630.
- Heiler, K. C., Bij de Vaate, A., Ekschmitt, K., Von Oheimb, P. V., Albrecht, C. & Wilke, T.** 2013. Reconstruction of the early invasion history of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Western Europe. *Aquatic Invasions*. 8: 53-57 DOI: 10.3391/ai2013.8.1.06.
- Hendrickson, D. A.** 2006. Ficha técnica de *Herichthys minckley*. En: Schmitter-Soto, J. J. Evaluación de riesgo de extinción de los ciclidos mexicanos y de los peces de la frontera sur incluidos en la NOM-059. El colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK001. México, D.F.
- Herbert, P. D. N., Wilson, C. C., Murdoch, M. H. & Lazar, R.** 1991. Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha*. *Can. J. Zool.* 69: 405-409.
- Herbert, P. D., Muncaster, B. W. & Mackie, G. L.** 1989. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 46 (9): 1587-1591.
- Hetherington, A. L., Rudstam, L. G., Schneider, R. L., Holeck, K. T., Hotaling, C. W., Cooper, J. E. & Jackson, J. R.** 2019. Invader invaded: population dynamics of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) in polymictic Oneida lake, NY, USA (1992-2013). *Biological invasions*. 221 (5): 15291544 DOI: 10.1007/s10530-019-01914-0.
- Higgins S. N. & Vander Zanden, M. J.** 2010. What difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems. *Ecological Monographs*. 80: 179–196 DOI: 10.1890/09-1249.1.
- Hincks, S. S. & Mackie, G. L.** 1997. Effects of pH, calcium, alkalinity, hardness, and chlorophyll on the survival, growth, and reproductive success of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Ontario lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54: 2049-2057.
- Honeyfield, D., Fitzsimons, J. D., Brown, S. B., Marcquenski, S. V. & McDonald, G.** 1998. Introduction: early life stage disorders in fishes of the Great Lakes and the Baltic. In: McDonald, G., Fitzsimons, J.D., Honeyfield, D.C. (eds.). *Early life stage mortality syndrome in fishes of the Great Lakes and the Baltic Sea*. American Fisheries Society Symposium, 21. Bethesda, Maryland. 1–7 p.
- Horgan, M. J. & Mills, E. L.** 1997. Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): implications for freshwater lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 54 (2): 249–255.
- Hoy, M. S., Kelly, K. & Rodriguez, R. J.** 2010. Development of a molecular diagnostic system to discriminate *Dreissena polymorpha* (Zebra mussel) and *Dreissena bugensis* (quagga mussel). *Molecular Ecology Resources*. 10:190-192.
- Idaho Aquatic Nuisance Species Taskforce.** 2009. Estimated Potential Economic Impact of Zebra and Quagga Mussel Introduction into Idaho. 2 p.
- IPBES.** 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services – unedited advance version. 39 p.
- Iwanyzki S. & McCauley R. W.** 1993. Upper lethal temperatures of adult zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). En: Nalepa T. F.y Schlosser D. W. (editors), *Zebra mussels: biology, impacts, and control*. CRC Press, Boca Raton. 667–673 p.

- Jacoby, H. & Leuzinger, H.** 1972. Die Wandermuschel (*Dreissena polymorpha*) als Nahrung der Wasservogel am Bodensee. *Anz. Ornithol. Ges. Bayer.* 11: 26-35 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Jantz, B. & Neumann, D.** 1998. Growth and reproductive cycle of the zebra mussel in the River Rhine as studied in a river bypass. *Oecologia*. 114 (2): 213- 225.
- Jarvis, P., Dow, J., Dermott, R. & Bonnell, R.** 2000. Zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga mussel (*Dreissena bugensis*) distribution and density in Lake Erie, 1992-1998. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2304-2046 p.
- Jenner, H. A. & Janssen-Mommen, J. P. M.** 1993. Monitoring and control of *Dreissena polymorpha* and other macrofouling bivalves in the Netherlands. En: Nalepa T. F.y Schlosser D. W. (editors), *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. 1993: 537-554 p.
- Jermacz, L., & Kobak, J.** 2018. The Braveheart amphipod: a review of responses of invasive *Dikerogammarus villosus* to predation signals. *PeerJ*. 6:e5311 DOI 10.7717/peerj.5311.
- Johnson, L., E. & Carlton, J. T.** 1993. Counter-productive public policy: the 'Noah Fallacy' and other mussels myths. *Dreissena polymorpha. Information Review*. 3: 2-4.
- Johnson, L. E., Ricciardi, A. & Carlton, J. T.** 2001. Overland dispersal of aquatic invasive species: a risk assessment of transient recreational boating. *Ecological applications*. 11 (6): 1789-1799.
- Jones, J. W., Hallerman, E. M. & Neves, R. J.** 2006a. Genetic management guidelines for captive propagation of freshwater mussels (Unionoidea). *Journal of Shellfish Research*. 25 (2): 527-535.
- Jones A. C, Gesemer R. W, Stubbelfield W. A, Van Genderen E, Dethloff G. M. & Cooper W. J.** 2006b. Toxicity of ozonated seawater to marine organisms. *Environmental toxicology and chemistry. SETAC*. 25: 2683–2691.
- Jones, L. A. & Ricciardi, A.** 2005. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 62 (9): 1953-1962.
- Juhel, G., Ramsay, R. M., Davenport, J., O'halloran, J. & Culloty, S. C.** 2015. Effect of the microcystin-producing cyanobacterium, *Microcystis aeruginosa*, on immune functions of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Journal of Shellfish Research*. 34 (2): 433-442 DOI:10.2983/035.034.0227.
- Karatayev, A. Y., Burlakova L. E., Molloy D. P., Mastitsky S. E.** 2007. *Dreissena polymorpha* and *Conchophthirus acuminatus*: what can we learn from host-commensal relationships. *Journal of Shellfish Research* 26: 1153-1160 DOI: 10.2983/0730800(2007)26[1153:DPACAW]2.0.CO;2.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E. & Padilla, D. K.** 1997. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *Journal of Shellfish Research*. 16: 187-203.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E. & Padilla, D. K.** 2002b. Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. In: Leppakoski E, Gollach S, Olenin S, editors. *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 433–446 p.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E. & Padilla, D. K.** 2015. Zebra versus quagga mussels: a review of their spread, population dynamics, and ecosystem impacts. *Hydrobiologia*. 746: 97-112.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Molloy, D. P. & Volkova L. K.** 2000 Endosymbionts of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Belarus. *Int Rev Hydrobiol*. 85: 543–559.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Molloy, D. P., Volkova, L. K. & Volosyuk, V. V.** 2002a. Field and laboratory studies of *Ophryoglena* sp. (Ciliata: Ophryoglenidae) infection in zebra mussels, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae). *J Invertebr Pathol*. 79:80–85
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Pennuto, C., Ciborowski, J., Karatayev, V.A., Juette, P. & Clapsadl, M.** 2014. Twenty five years of changes in *Dreissena* spp. populations in Lake Erie. *J Gt. Lakes Res*. 40: 550–559.

- Karatayev, A. Y., Mastitsky, S. E., Burlakova, L. E., Molloy, D. P. & Vezhnovets, G. G.** 2003. Seasonal dynamics of endosymbiotic ciliates and nematodes in *Dreissena polymorpha*. *J Invertebr Pathol.* 83: 73–82.
- Karatayev, A. Y., Mastitsky, S. E., Padilla, D. K., Burlakova, L. E. & Hajduk, M. M.** 2011. Differences in growth and survivorship of zebra and quagga mussels: size matters. *Hydrobiologia.* 668: 183–194.
- Kenderov, L. A.** 2017. An invader along with an invader: An unusual record of a zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Bivalvia) living phoretically on a killer shrimp *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Amphipoda). *Acta zoologica bulgarica.* 9:287-291.
- Keeyask Hydropower Limited Partnership.**2015. Keeyask Generation Project Zebra Mussel Monitoring Plan. Winnipeg, Manitoba. Klerks, P. L., Fraleigh, P. C., & Lawniczak, J. E. (1996). Effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on seston levels and sediment deposition in western Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 53 (10): 2284- 2291.
- Kennedy, V.** 2010. The invasive dark falsemussel *Mytilopsis leucophaeata* (Bivalvia: Dreissenidae): a literature review. *Aquatic Ecology.* 45: 163–183.
- Kerambrun, E., Palos-Laidero, M., Bigot, Clivot, A., Dedourge-Geffard, O., Dupuis, E., Villena, I., Aubert, D. & Geffard, A.** 2016. Zebra mussel as a new tool to show evidence of freshwater contamination by waterborne *Toxoplasma gondii*. *Journal of applied microbiology.* 120 (2): 498-508.
- Kinzelbach, R.** 1992. The main features of the phylogeny and dispersal of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. In D. Neumann and H. A. Jenner (eds.) *The zebra mussel Dreissena polymorpha*. Gustav Fischer Verlag, New York, NY, 5-17 p.
- Kirk, J. P., Killgore, K. J. & Sanders, L. G.** 2001. Potential of North American molluscivorous fish to control dreissenid mussels. *Zebra mussel research program.* 1 (1): 1-4.
- Klerk, P. L., Fraleigh P. C. & Lawniczak, J. E.** 1996. Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on seston levels and sediment deposition in western Lake Erie. *Can j. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2284-2291.
- Klerks, P. L. & Fraleigh, P. C.** 1991. Controlling adult zebra mussels with oxidants. *Journal American Water Works Association.* 83 (12): 92-100.
- Kmusser.** 2007. File: Ottawa river map. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ottawarivermap.png> Consultado el 15 de julio de 2019
- Kobak, J. & Kakareko, T.** 2011. The effectiveness of the induced anti-predator behaviour of zebra mussel *Dreissena polymorpha* in the presence of molluscivorous roach *Rutilus rutilus*. *Aquatic Ecology.* 45: 357–366.
- Kobak, J., Jermacz, L. & Plachocki, D.** 2014. Effectiveness of zebra mussels to act as shelters from fish predators differs between native and invasive amphipod prey. *Aquatic Ecology.* 48: 397–408.
- Kobak, J., Kakareko T. & Poznanska, M.** 2010. Changes in attachment strength and aggregation of zebra mussel, *Dreissena polymorpha* in the presence of potential fish predators of various species and size. *Hydrobiologia* 644:195–206.
- Kobak, J., Poznanska, M., Jermacz, L., Karakeko, T., Pradzynki, D., Lodygowska, M., Montowska, K. & Bacela-Spychalska, K.** 2016. Zebra mussel beds: an effective feeding ground for Ponto-Caspian gobies or suitable shelter for their prey? *PeerJ.* 4:e2672 DOI 10.7717/peerj.2672
- Kolar, C. S. & Lodge, D. M.** 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in ecology & evolution.* 16 (4): 199-204.

- Koopman K. R., Collas K. P. L., Breure A. M., Rob Lendres H. J., van der Velde G. & Leuven R.** 2018. Predicting effects of ship-induced changes in flow velocity on native and alien molluscs in the littoral zone of lowland rivers. *Aquatic invasions*. 13(4): 481-490 DOI: 10.3391/ai.2018.13.4.06.
- Kotta, J. & Møhlenberg, F.** 2002. Grazing impact of *Mytilus edulis* L. and *Dreissena polymorpha* (Pallas) in the Gulf of Riga, Baltic Sea estimated from biodeposition rates of algal pigments. In *Annales Zoologici Fennici. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board*. 151-160 p.
- Kozulin, A.** 1995. Ecology of Mallards *Anas platyrhynchos* wintering in low temperature conditions in Belarus. *Acta Ornithol. (Warsaw)*. 30:125–134 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Kraft, C.** 1994. Zebra Mussel Update #21. University of Wisconsin-Madison, Wisconsin Sea Grant Institute.
- Kestrup, Å. & Ricciardi, A.** 2009. Are interactions among Ponto-Caspian invaders driving amphipod species replacement in the St. Lawrence River?. *Journal of Great Lakes Research*. 35 (3): 392-398.
- Kubitschek, J. & Pucherelli, S.** 2017. Centrifugal separator evaluation for mussel shell debris removal and settlement reduction. Final Report, US Bureau of Reclamation.
- Kulczycka, A.** 1939. Contributions to the study of larval trematode forms in the lamellibranchs near Warsaw. *C.R. Seances Soc. Sci. Lett. Varsovie Class IV*. 32: 80-82.
- Kuperman, B. I., Zhochov, A. E. & Popova, L. B.** 1994. Parasites of *Dreissena polymorpha* (Pallas) molluscs of the Volga basin. *Parazitologiya* (Leningrad). 28: 396-402.
- LaBounty J. F. & Burns N. M.** 2005. Characterization of Boulder Basin, Lake Mead, Nevada-Arizona, USA – based on analysis of 34 limnological parameters. *Lake and Reservoir Management* 21: 277–307.
- Lajtner J., A. Luciae, M. Marušiae & Erben, R.** 2008. The effects of the trematode *Bucephalus polymorphus* on the reproductive cycle of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in the Drava River. *Acta Parasitologica*. 53 (1): 85–92.
- Lake-Thompson, I. & Hofmann, R.** 2019. Effectiveness of a copper based molluscicide for controlling *Dreissena* adults. *Environ. Sci.: Water Res. Technol.* DOI: 10.1039/c8ew00890f.
- Lancioni, T. & Gaino, E.** 2007. The zebra mussel *Dreissena polymorpha*: reproduction and competition with the sponge *Ephydatia fluvia*. In *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*. Springer Netherlands. 597-611 p.
- Laruelle, F., Molloy, D. P. & Roitman, V. A.** 2002. Histological análisis of trematodes in *Dreissena polymorpha*: their location, pathogenicity, and distinguishin morphological characteristics. *Journal of Parasitology*. 88 (5):856-863.
- Laruelle, F., Molloy, D. P., Fokin, S. I. & Ovcharenko, M. A.** 1999. Histological análisis of mantle-cavity ciliates in *Dreissena polymorpha*: Their location, symbiotic relationship, and distinguishing morphological characteristics. *Journal of shellfish Research*. 18 (1):251-257.
- Lauer, T. E., & Spacie, A.** 2000. The effects of sponge (Porifera) biofouling on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) fitness: reduction of glycogen, tissue loss, and mortality. *Journal of Freshwater Ecology*. 15 (1): 83-92.
- Lauringson, V., Mälton, E., Kotta, J., Kangur, K., Orav-Kotta, H. & Kotta, I.** 2007. Environmental factors influencing the biodeposition of the suspension feeding bivalve *Dreissena polymorpha* (Pallas): comparison of brackish and freshwater populations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 75 (4): 459–467.
- Lavrentyev, P. J., Gardner, W. S. & Yang, L.** 2000. Effects of the zebra mussel on nitrogen dynamics and the microbial community at the sediment-water interface. *Aquat. Microb. Ecol.* 21: 187-194.
- Lazzara, R., Fernandes, D., Faria, M., Lopez, J.F., Tauler, R., Porte, C.** 2012. Changes in lipid content and fatty acid composition along the reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena*

- polymorpha*: its modulation by clofibrate exposure. *Sci. Total Environ.* 432: 195-201 DOI: 10.1016/j.scitotenv. 2012.05.094
- Lederer A. M., Janssen J., Reed, T & Wolf, A.** 2008. Impacts of the Introduced Round Goby (*Apollonia melanostoma*) on dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) and on macroinvertebrate community between 2003 and 2006 in the littoral zone of green bay, Lake Michigan. 34 (4): 690-697 DOI: 10.1016/S3080-1330(08)71611-3.
- Leff, L. G., Burch, J. L. & McArthur, J.** 1990. Spatial distribution, seston removal, and potential competitive interactions of the bivalves *Corbicula fluminea* and *Elliptio complanata*, in a coastal plain stream. *Freshwater Biology.* 24 (2):409-416.
- Legg, M., Yücel, M. K., Garcia de Carellan, I., Kappatos, V., Selcuk, C. & Gan, T. H.** 2015. Acoustic methods for biofouling control: A review. *Ocean Engineering.* 103: 237-247.
- Lei, J. & A. C. Miller.** 1994. Shell shape differences in *Dreissena* spp. Zebra mussel Research Technical Note ZMR-1-21, U.S. Army Corps of Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, Mississippi.
- Lejars, M., Margailan, A. & Bressy, C.** 2012. Fouling release coatings: a nontoxic alternative to biocidal antifouling coating. *Chemical review.* 112: 4347-4390 DOI:10.1021/cr200350v.
- LePage, W. L.** 1993. The impact of *Dreissena polymorpha* on waterworks operations at Monroe, Michigan: a case history. En: Nalepa T. F. y Schlosser D. W. (editors), *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. 1993. 333-358 p
- Limburg, K. E. & Ahrend, K.** 1994. Zebra mussel veligers observed in larval fish guts. *Dreissena.* 5 (5):4 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Lindeman, P. V.** 2006. Zebra and quagga mussels (*Dreissena* spp.) and other prey of a Lake Erie population of common map turtles (Emyidae: *Graptemys geographica*). *Copeia* 2: 268-273.
- Lopes-Lima, M., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Mehler, K., Seddon, M. & Sousa, R.** 2018. Conservation of freshwater bivalves at the global scale: diversity, threats and research needs. *Hydrobiologia*, 810 : 1-14.
- Lori, E. & Cianfanelli S.** 2006. New records of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) from Central Italy. *Aquatic Invasions.* 1: 281-283.
- Lovell, S. J. & Stone, S. F.** 2006. The economic impacts of aquatic invasive species: a review of the literature. *Agric. Resour. Econ. Rev.* 35: 195–208.
- Lowe, S., Browne M., Boudjelas S. & De Poorter M.** 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), First published as special lift-out in *Aliens* 12, December 2000. Updated and reprinted version: November 2004. 12 p.
- Lowen, J., Innes, D. & Thompson, R.** 2013. Predator-induced defenses differ between sympatric *Mytilus edulis* and *M. trossulus*. *Marine Ecology Progress Series.* 475: 135–143.
- Lucy, F. E., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Mastitsky, S. E. & Zanatta, D. T.** 2014. Zebra mussel impacts on unionids: a synthesis of trends in North America and Europe. In: Nalepa TF, Schloesser DW, editors. *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Boca Raton, FL: CRC Press. 623–646 p.
- Lucy, F. E., Graczyk, T. K., Tamang, L., Mirafior, A. & Minchin, D.** 2008. Biomonitoring of surface and coastal water for *Cryptosporidium*, *Giardia*, and human-virulent microsporidia using molluscan shellfish. *Parasitology Research.* 103 (6): 1369.
- Ludyanskiy, M. L., McDonald, D. & Macneill, D.** 1993. Impact of the Zebra Mussel, a bivalve invader *Dreissena polymorpha* is rapidly colonizing hard surfaces throughout waterways of the United States and Canada. *BioScience.* 43: 533-544.

- Lund, K., Bloodsworth Cattoor, K., Fieldseth, E., Sweet, J. & McCartney, M. A.** 2017. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) eradication efforts in Christmas Lake, Minnesota. *Lake and Reservoir Management*. DOI: 10.1080/10402381.2017.1360417
- MacIsaac, H. J., Sprules, W. G., & Leach, J. H.** 1991. Ingestion of small-bodied zooplankton by zebra mussels: can cannibalism on larvae influence population dynamics?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 2151-2160.
- MacIsaac, H. J.** 1994a. Comparative growth and survival of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*, exotic molluscs introduced to the Great Lakes. *J Gt Lakes Research*. 20: 783–790.
- MacIsaac, H. J.** 1994b. Size-selective predation on zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) by crayfish (*Orconectes propinquus*). *Journal of the North American Benthological Society* 13: 206–216.
- MacIsaac, H. J., Lonnee, C. J. & Leach, J. H.** 1995. Suppression of microzooplankton by zebra mussels: importance of mussel size. *Freshw. Biol.* 34:379-387.
- MacIsaac, H. J.** 1996. Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. *American Zoologist*. 36 (3): 287-299.
- MacIsaac H. J., Bandoni S. A., Colautti R. I., van Overdijk C. D. A. & Admundsen K.** 2002. Economic Impacts of Invasive Nonindigenous Species in Canada: a Case Study Approach. A report to the Office of the Auditor General of Canada. 185 p.
- Mackie, G. L. & Claudi, R.** 2010. Monitoring and control of macrofouling mollusks in fresh water systems. Boca Raton: Taylor & Francis Group, Boca Raton, London, New York. 552 p.
- Mackie, G. L. & Kilgour, B.** 1995. Efficacy and role of alum in removal of zebra mussel veliger larvae from raw water supplies. *Wat. Res.* 29 (2): 731-744.
- Mackie, G. L.** 1999. Ballast water introductions of mollusca. En: Claudi, R. & Leach, J. H. Nonindigenous freshwater organisms. Vectors, Biology, and Impacts. Boca Raton, Florida. 219-254 p.
- Mackie, G. L., Gibbons, W. N., Muncaster, B. W. & Gray, I. M.** 1989. The zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: a synthesis of European experiences and a preview for North America. Ontario Ministry of Environment.
- Mackie, G. L., Lowery, P. & Cooper, C.** 2000. Plasma pulse technology to control zebra mussel biofouling. DTIC Document ADA386654. Army Engineer Waterways Experiment Station Vicksburg MS Engineer Research and Development Center.
- Mackie, G. L. & Schloesser, D. W.** 1996 Comparative Biology of Zebra Mussels in Europe and North America: An Overview. *American Zoologist*. 244-258.
- MacIsaac, H. J., Sprules, W. G. & Leach, J. H.** 1991. Ingestion of small-bodied zooplankton by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): Can cannibalism on larvae influence population dynamics? *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 48: 2051-2060.
- MacroTech.** 2016. Copper Ion Generator. Biofouling control technology. Stops biofouling before it starts.. Available at: <http://www.macrotechinc.com/about-us>.
- Madon, S. P., Schneider, D. W., Stoeckel, J. A. & Sparks, R. E.** 1998. Effects of inorganic sediment and food concentrations on energetic processes of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: implications for growth in turbid rivers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 401–413.
- Magoulick, D. D. & Lewis, L. C.** 2002. Predation on exotic zebra mussels by native fishes: effects on predator and prey. *Freshwater Biology* 47: 1908–1918.
- Maki, J., Patel, G. & Mitchell, R.** 1998. Experimental Pathogenicity of *Aeromonas* spp. for the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha*. *Curr Microbiol.* 36 (1): 19-23 DOI: 10.1007/s002849900273.
- Marescaux, J., Latli, A., Lorquet, J., Virgo, J., Doninck, K. V. & Beisel, J. N.** 2016. Benthic macro-invertebrate fauna associated with *Dreissena* mussels in the Meuse River: from incapacitating relationships to facilitation. *Aquatic ecology*. 50: 15-28.

- Gozada, L. & Páez, M. 1986.** La fauna acuática del Rio Coatzacoalcos. Centro de Ecodesarrollo, Universidad Veracruzana, 122 pp.
- Marsden, J. E., Spidle, A. P. & May, B. 1996.** Review of genetic studies of *Dreissena* spp. *American Zoologist*. 36 (3): 259-270.
- Martel, A. 1993.** Dispersal and recruitment of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in a nearshore area in west-central Lake Erie: the significance of postmetamorphic drifting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50 (1): 3-12.
- Martel, A. L., Baldwin, B. S., Dermott, R. M. & Lutz, R. A. 2001.** Species and epilimnion/hypolimnion-related differences in size at larval settlement and metamorphosis in *Dreissena* (Bivalvia). *Limnology and oceanography*. 46 (3): 707-713.
- Mastitsky, S. E. 2012.** Infection of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) with *Conchophthirus acuminatus* (Ciliophora: Conchophthiridae) in lakes of different trophic. *BioInvasion Records*. 1 (3): 161-169 DOI: 10.3391/bir.2012.1.3.02
- Mastitsky, S. E. & Gagarin, V. G. (2004).** Nematodes, which infect the mollusc *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) in Narochanskies Lakes. *Vestnik Belorusskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Ser 2(3)*, 22-25.
- Mastitsky, S.E, Lucy, F. & Gagarin, V. G. (2008)** First report of endosymbionts in *Dreissena polymorpha* from Sweden. *Aquatic Invasion*. 3 (1): 83-86.
- Matisoff G., Brooks G. & Bourland, B. I. 1996.** Toxicity of chlorine dioxide to adult zebra mussels. *Journal - American Water Works Association*. 88 (8): 93-106.
- Matthews, J., Van der Velde, G., Collas, F. P. L., Koopman, K. R., Bij de Vaate & Leuven, R. S. E. W. 2014.** Rapid range expansion of the invasive quagga mussel in relation to zebra mussel presence in The Netherlands and Western Europe. *Biol Invasions*. DOI 10.1007/s10530-013-0498-8.
- Matthews, M. A. & McMahon, R. F. 1999.** Effects of temperature and temperature acclimation on survival of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clams (*Corbicula fluminea*) under extreme hypoxia. *J Molluscan Stud*. 65: 317–325.
- May, B. & Marsden, J.E. 1992.** Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1501–1506.
- Mazue, G., Viennet, R., Hihn, J., Carpentier, L., Devidal, P. & Albaina, I. 2011.** Large-scale ultrasonic cleaning system: design of a multi-transducer device for boat cleaning (20kHz). *Ultrason. Sonochemistry*. 18 (4): 895–900.
- McCoid, M. J. 1991.** Brown tree snake (*Boiga irregularis*) on Guam: a worst case scenario of an introduced predator. *Micronesica*. 3: 63-69.
- McMahon R. F. 1991.** Mollusca: Bivalva 315-40. In: *Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates* (eds. J. H. Thorp and AP. Covich). Academic Press Inc., New York.
- McMahon, R. F. & Ussery, T. A. 1995.** Thermal tolerance of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) relative to rate of temperature increase and acclimation temperature. U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station Technical Report. No. EL-95-10. 28 p.
- McMahon, R. F. 1996.** The physiological ecology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America and Europe. *American zoologist*. 36 (3): 339-363.
- McMahon, R. F. 2002.** Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: selection versus resistance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1235 -1244.
- McMahon, R. F. & Tsou, J. L. 1990.** Impact of European Zebra Mussel Infestation to the Electric Power Industry. *Proc. Am. Power Conf.* 52: 988-997.
- Meehan, J. J., Cella, J., Montemarano, J. A., Swain, G. & Wiebe, D. 1999.** Advanced nontoxic fouling release coatings. Naval research laboratory, Washintong, D.C. 43 p.

- Meehan, S., Shannon, A., Gruber, B., Rackl, S. M. & Lucy, F.** 2014. Ecotoxicological impact of Zequanox[®], a novel biocide, on selected non-target Irish aquatic species. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 107: 148–153.
- Mellina, E. & Rasmussen, J. B.** 1994. Patterns in the distribution and abundance of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in rivers and lakes in relation to substrate and other physicochemical factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 51 (5): 1024-1036.
- Mercado-Juárez, I.** 2014. Plaga en la potabilizadora de la CESPT. Periódico Zeta. Publicado el 9 de julio, 2014. <http://http://zetatijuana.com/2014/07/plaga-en-potabilizadora-de-la-cespt/>
- Metzger, M. J., Reinisch, C., Sherry, J. & Goff, S. P.** 2015. Horizontal transmisión of clonal cancer cells causes Leukemia in Soft-Shell Clams. *Cell*. 161: 255-263.
- Mezzanotte, V., Marazzi, F., Bissa, M. Pacchioni, S., Binelli, A., Parolini, M., Magni, S., Ruggeri, F.M., Morghen, C.D.G., Zanotto, C. & Radaelli, A.** 2016. Removal of enteric viruses and *Escherichia coli* from municipal treated effluent by zebra mussels. *Science of Total Environment* 539 (1): 395-400.
- Mikheev, V. P.** 1963. Dreissenids in the diet of fishes in the shallow parts of Kuibyshev reservoir in 1961. Materials on the Biology and Hydrology of Volga Reservoirs. Academia Nauk Press, Moscow (in Russian). 80-83 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Miller, A. C. & Payne, B. S.** 1993. Qualitative versus quantitative sampling to evaluate population and community characteristics at a large-river mussel bed. *American Midland Naturalist*. 133-145 p.
- Miller, A. C., Gordon, R. M., Daniele, R. J. & Diller, L.** 1992. Stress, appraisal, and coping in mothers of disabled and nondisabled children. *Journal of Pediatric Psychology*. 17 (5): 587-605.
- Miller, R. R., Minckley, W. L. & Norris, S. M.** 2009. Peces dulceacuícolas de México. (Ed.) México. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-7607-20-5. 606 p.
- Mills, D. N., Chadwick, M. A. & Francis, R. A.** 2017. Impacto f invasive quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*, Bivalva:Dreissenidae) on the macroinvertebrate community structure of UK river. *Aquatic invasions*. 12 (4): 509-521 DOI: 10.3391/ai2017.12.4.08
- Mills, E. L., Chrisman, J. R., Baldwin, B., Owens, R. W., O’Gorman, R., Howell, T. & Rath, M. K.** 1999. Changes in the dreissenid community in the lower Great Lakes with emphasis on southern Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*. 25 (1): 187-197.
- Mills, E. L., Dermott, R. M., Roseman, E. F., Dustin, D., Mellina, E., Conn, D. B. & Spidle, A. P.** 1993. Colonization, ecology, and population-structure of the quagga mussel (Bivalvia, Dreissenidae) in the lower Great-Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50: 2305-2314.
- Mills, E. L., O’Gorman, R., Roseman, E. F., Adams, C. & Owens, R. W.** 1995. Planktivory by alewife (*Alosa pseudoharengus*) and rainbow smelt (*Osmerus mordax*) on microcrustacean zooplankton and dreissenid (Bivalvia: Dreissenidae) veligers in southern Lake Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 925-935 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Mills, E. L., Rosenberg, G., Spidle, A. P., Ludyanskiy, M., Pligin, Y. & May, B.** 1996. A review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater dreissenid introduced to North America. *American Zoologist*. 36 (3): 271-286.
- Minchin, D., Lucy, F. & Sullivan M.** 2002 Zebra mussel: impacts and spread. In: Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S (eds.). *Invasive aquatic species of Europe: distribution, impact and management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 135-146 p.
- Minchin, D., Maguire, C. & Rosell, R.** 2003. The zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas) invades Ireland: human mediated vector san the potential for rapid intranational dispersal. *Biology and environment: proceedings of the royal irish academy*. 103 (1): 23-30.

- Minguez, L. & Giambérini, L.** 2012. Seasonal dynamics of zebra mussel parasite populations. *Aquatic biology*. 15: 145-151.
- Minguez, L., Buronfosse, T. & Giabérini, L.** 2012. Different host exploitation strategies in two zebra mussel-trematode system: Adjustments of host life history traits. *Plos One* 7 (3): DOI: 10.1371/journal.pone.0034029.
- Mogilchenko, V. I.** 1986. Some feeding aspects of the larvae of food fish in the Kanewskoe Reservoir. *Gidrobiol. Zh.*, 22: 36-41 (in Russian) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Molloy, D. P.** 2002. Biological control of zebra mussels. the Third California Conference on Biological Control in Proceedings University of California Davis. 86-94 p.
- Molloy, D. P., Giambérini, L., Stokes, N. A., Burrenson, E. M. & Ovcharenko, M. A.** 2012. Haplosporidium raabei (Haplosporidia): a parasite of zebra mussels, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). *Parasitology*. 139: 463-477.
- Molloy, D. P., Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Kurandina, D. P. & Laruelle, F.** 1997. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites, and ecological competitors. *Reviews in Fisheries Science*. 5 (1): 27-97.
- Molloy, D. P., Lynn, D. H. & Giambérini, L.** 2005. Ophryoglena hemophaga n. sp. (Ciliophora: Ophryoglenidae): a parasite of the digestive gland of zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Diseases of Aquatic Organisms*. 65: 237-243.
- Molloy, D. P., Mayer, D. A., Gaylo, M. J., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Presti, K. T., Sawyko, P. M., Morse, J. T. & Paul, E. A.** 2013 Non-target trials with Pseudomonas fluorescens strain CL145A, a lethal control agent of dreissenid mussels (Bivalvia: Dreissenidae). *Management of Biological Invasions*. 4: 71-79
- Morse, J. T.** 2009a. Thermal tolerance, physiological condition, and population genetics of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *D. rostriformis bugensis*) relative to their invasion of waters in the Western United States. Dissertation, University of Texas at Arlington.
- Morse, J. T.** 2009b. Assessing the effects of application time and temperature on the efficacy of hot-water sprays to mitigate fouling by *Dreissena polymorpha* (zebra mussels Pallas) *Biofouling*. 25: 605-610 DOI: 10.1080/08927010902989245.
- Morton, B.** 1989. Life-history characteristics and sexual strategy of *Mytilopsis sallei* (Bivalvia: Dreissenacea), introduced into Hong Kong. *Journal of Zoology*. 219 (3): 469-485.
- Morton, B.** 1993. The anatomy of *Dreissena polymorpha* and the evolution and success of the heteromyarian form in the Dreissenidae. En: Nalepa T. F. y Schlosser D. W. (editors), *Zebra mussels: Biology, impacts, and control*, pp. 185-216. Lewis/ CRC Press, Inc., Boca Raton, FL. 810 p.
- Mosteo, R., Goñi, P., Miguel, N., Abadías, J., Valero, P. & Ormad, M. P.** 2016. Bioaccumulation of pathogenic bacteria and amoeba by zebra mussels and their presence in watercourses. *Environ Sci Pollut Res*. 23: 1833-1840 DOI: 10.1007/s11356-015-5418-2.
- Mount, A. S., Wheeler, A. P., Paradkar, R. P. & Snider, D.** 2004. Hemocyte-mediated Shell mineralization in the eastern oyster. *Science*. 304: 297-300 DOI: 10.1126/science.1090506.
- Mühlegger, J. M., Jirsa, F., Konecny, R., Sattmann, H. & Frank, C.** 2009. *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827—a new fish parasite in Austria? *Wiener klinische Wochenschrift*. 121 (3): 50.
- Müller, T., Czarnoleski, M., Labecka, A. M., Cichy, A., Zajac, K. & Draosz-Kluska, D.** 2015. Factors affecting trematode infection rates in freshwater mussels. *Hidrobiologia*. 742: 59-70.
- Murray, C. C., Pakhomov, E. A. & Therriault, T. W.** 2011. Recreational boating: a large unregulated vector transporting marine invasive species. *Biodiversity Research*. 17: 1161-1172.
- Naberezhny, A., Krivtsova, I. & Valkovskaya, I. O.** 1971. Reserves of feed bioproduction in the Kuchurgansky Liman cooling reservoir of the Moldavian electric water-power station and their

- use by mass fish species. In: Biological Resources of the Moldavian Waterbodies (Vol. 9), pp. 88-97. Kishinev (in Russian) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Naddafi, R. & Rudstam, L. G.** 2014. Predation on invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, by pumpkinseed sunfish, rusty crayfish, and round goby. *Hydrobiologia*. 721:107–115
- Naddafi, R., Eklöv, P. & Pettersson, K.** 2007. Non-lethal predator effects on the feeding rate and prey selection of the exotic zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Oikos*. 116: 1289–1298.
- Nalepa, T. F., Fanslow, D. L. & Pothoven, S. A.** 2010. Recent changes in density, biomass, recruitment, size structure, and nutritional state of *Dreissena* populations in southern Lake Michigan. *J. Gt. Lakes Res.* 36: 5–19.
- Nalepa, T. F., Fanslow, D. L. & Lang, G. A.** 2009. Transformation of the offshore benthic community in Lake Michigan: Recent shift from the native amphipod *Diporeia* spp. to the invasive mussel *Dreissena rostriformis bugensis*. *Freshwater Biology*. 54: 466-479.
- Nalepa, T. F., Schloesser, D. W., Pothoven, S. A., Hondorp, D. W., Fanslow, D. L., Tuchman, M. L. & Fleischer, G. W.** 2001. First finding of the amphipod *echinogammarus ischnus* and the mussel *Dreissena bugensis* in Lake Michigan. 27 (3): 384-391.
- Nalepa, T.F.** 2010. An overview of the spread, distribution, and ecological impacts of the quagga mussel, *Dreissena rostriformis bugensis*, with possible implications to the Colorado River system. In: Melis *et al.* (eds.), Proceedings, Colorado River Basin Science and Resource Management Symposium, Scottsdale, AZ, November 18-20, 2008. U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2010-5135.113-121 p.
- Naranjo E.** 2003. Moluscos continentales de México: Dulceacuícolas. *Rev. Biol.Trop* 51(Supl. 3): 495-505 p.
- Neary, B. P. & Leach, J. H.** 1992. Mapping the potential spread of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 49 (2): 406-415.
- Neumann, D. & Jenner. H. A.** 1992. The zebra mussel *Dreissena polymorpha*: Ecology, biological monitoring and first applications in water quality management. VCH publishers, Deerfield Beach, FL.
- Neves, R. J. & Widlak, J. C.** 1987. Habitat ecology of juvenile freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) in a headwater stream in Virginia. *American Malacological Bulletin*. 5(1): 1-7.
- Newton T. J., Monroe E. M., Kenyon R., Gutreuter S., Welke K. I. & Thiel P. A.** 2001. Evaluation of relocation of unionid mussels into artificial ponds. *Journal of the North American Benthological Society*. 20: 468–485.
- Nicholls, K. H. & Hopkins, G. J.** 1993. Recent changes in Lake Erie (north shore) phytoplankton: cumulative impacts of phosphorus loading reductions and the zebra mussel introduction. *Journal of Great Lakes Research*. 19 (4): 637-647.
- Nichols, S. J. & Black, M.G.** 1994. Identification of larvae: the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*), Quagga Mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*), and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Can. J. Zool.* 72: 406-417.
- Nichols, S. J.** 1993. Spawning of Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and rearing of veligers under laboratory conditions. In: Zebra mussels-Biology, impacts, and control (eds. T.F. Nalepa and D.W. Schloesser). Lewis Publishers, Boca Raton. 315-329 p.
- Nyström, P. & Pérez, J. R.** 1998. Crayfish predation on the common pond snail (*Lymnaea stagnalis*): the effect of habitat complexity and snail size on foraging efficiency. *Hydrobiologia*. 368 (1): 201-208.
- O'Neill Jr, C. R.** 1996. National zebra mussel information clearinghouse infrastructure economic impact survey – 1995. *Dreissena!*. 7 (2): 1-5.

- O'Neill, C. R.** 1994. The introduction and spread of the zebra mussel in North America. Porceeding of the Fourth International Zebra Mussel Conference, Madison, Wisconsin. 433-446 p.
- Office of Technology Assessment. U.S. Congress (OTA).** 1993. Harmful Non-Indigenous Species in the United States. OTA Publication OTA-F-565. US Government Printing Office, Washington DC: Availability. http://www.wws.princeton.edu:80/~ota/disk1/1993/9325_n.html
- Olson, B. S. J.** 2016. Dispersal of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, downstream of an invaded reservoir. Tesis de maestría, Universidad del Estado de Texas, San Marcos, Texas, Estados Unidos.
- Orlova, M. I., Therriault, T. W., Antonov, P. I. & Shcherbina, G. K.** 2005. Invasion ecology of *Quagga* Mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts. *Aquat. Ecol.* 39: 401-418.
- Palais, F., Mouneyrac, C., Dedourge-Geffard, O., Giamberini, L., Biagianti-Risbourg, S. & Geffard, A.** 2011. One-year monitoring of reproductive and energy reserve cycles in transplanted zebra (*Dreissena polymorpha*). *Chemosphere*. 83: 1062-1073 DOI:10.1016/j.chemosphere.2011.01.0690.
- Palau, A. & Cia, I.** 2006. Métodos de control y erradicación del mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*). ENDESA Dirección de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible. España.
- Palau, A., Cia, I., Fargas., D., Bardina M. & Massuti S.** 2004: Resultados preliminares sobre ecología básica y distribución del mejillón cebra en el embalse de Riba-roja (Río Ebro)". Endesa. Madrid. 43 p.
- Palmer, M. E. & Ricciardi, A.** 2005. Community interactions affecting the relative abundances of native and invasive amphipods in the St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 62: 1111-1118 DOI: 10.1139/F05-012.
- Palos Ladeiro M., Aubert D., Villena I., Geffard A. & Bigot A.** 2014. Bioaccumulation of human waterborne protozoa by zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): interest for water biomonitoring. *Water Res.* 48: 148–155.
- Passamaneck, Y.** 2019a. Invasive Mussel Genomics: Innovations for Control Methods. Invasive Mussel Collaborative Webinar, Invasive mussel genomics: sequencing the dreissenid genome. Fecha de actualización: 8 de marzo de 2019. <https://invasivemusselcollaborative.net/event/webinar-invasive-mussel-genomics-innovations-for-control-methods/>
- Passamaneck, Y.** 2019b. Sequencing the quagga mussel genome. A resource for developing biocontrols. Invasive Mussel Collaborative Webinar, Invasive mussel genomics: sequencing the dreissenid genome. Fecha de actualización: 2 de mayo de 2019. <https://invasivemusselcollaborative.net/event/webinar-invasive-mussel-genomics-sequencing-the-dreissenid-genome/>.
- Passamaneck, Y. & Pucherelli, S.** 2018. Literature Review and Synthesis of Invasive Mussel Control. Bureau of reclamation, Final Report ST-2018-1868-01. 45 p.
- Pathy, D. A. & G. L. Mackie.** 1993. Comparative shell morphology of *Dreissena polymorpha*, *Mytilopsis leucophaeta*, and the "quagga" mussel (Bivalvia: Dreissenidae) in North America. *Can. J. Zool.* 71: 1012-1023.
- Pathy, D. A.** 1994. The life history and demography of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, populations in Lake St. Clair, Lake Erie, and Lake Ontario. M.Sc. Thesis, University of Guelph, Guelph, Ontario.
- Patterson, M. W. R., Ciborowski, J. J. H. & Barton, D. R.** 2005. The distribution and abundance of *Dreissena* species (Dreissenidae) in Lake Erie, 2002. *J. Great Lakes Res.* 31: 223-237.
- Payne, B. S.** 1992. Freeze survival of aerially exposed zebra mussels. Technical Note ZMR-2-09, Zebra Mussel Research Program, U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS.

- Peczalska, A.** 1961. Research on *Coregonus lavaretus* L. in the Gulf of Bothnia and Szczecin Lagoon in 1952-1958. *ProMorskiego Inst. Rybackiego Ser. A (C;dynia)*, 11: 287-320 (in Polish) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Pejchar, L. & Mooney, H. A.** 2009. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in ecology and evolution*. 24 (9): 497-504.
- Peribáñez, M. A., Elrío, M. L., Gracia, M. J., de Luco, D. F., Castillo, J. A., Lucientes, J. & Cia, I.** 2006. *Phyllodistomum folium* (Trematoda Gorgoderidae) infecting zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Ebro River, Spain. *Parasitology International*. 55 (2): 143-145.
- Petkeviciūtė, R., Stunzenas, V., Staneviciute, G. & Zhokhov, A. E.** 2015. European *Phyllodistomum* (Digenea, Gorgoderidae) and phylogenetic affinities of *Cercaria duplicata* based on rDNA and karyotypes. *Zoologica Scripta*. 44: 191-202.
- Petrie, S. A. & Knapton, R. W.** 1999. Rapid Increase and subsequent decline of Zebra and Quagga mussel in Long Point Bay, Lake Erie: Possible Influence of Waterfowl Predation. *Journal of Great Lakes Research*. 25 (9): 772-782 DOI: 10.1016/S0380-1330(99)70776-8.
- Peyer, S. M., McCarthy, A. J. & Lee, C. E.** 2009. Zebra mussel anchor byssal threads faster and tighter than quagga mussels in flow. *The Journal of Experimental Biology*. 212: 2027-2036.
- Peyer, S. M., Hermanson, J. C. & Lee, C. E.** 2010. Developmental plasticity of shell morphology in Quagga Mussels from shallow and deep-water habitats in the Great Lakes. *J. Exp. Biol.* 213: 2602-2609.
- Peyer, S. M., Hermanson, J. C. & Lee, C.E.** 2011. Effects of shell morphology on mechanics of Zebra and Quagga Mussel locomotion. *J. Exp. Biol.* 214: 2226-2236.
- Piazza, V., Gambardella, C., Garaventa, F., Massanisso, P., Chiavarini, S. & Faimali, M.** 2018. A new approach to testing potential leaching toxicity of fouling release coatings (FRCs). *Marine environmental research*. 141: 305-312.
- Piesik, Z.** 1974. The role of the crayfish *Orconectes limosus* (Raf.) in extinction of *Dreissena polymorpha* (Pall.) subsisting on steelon-net. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 21: 401-41
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D.** 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*. 50 (1): 53-65.
- Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D.** 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*. 52 (3): 273-288.
- Piper Sr. D.** 1977. Marine life growth inhibitor device. US Patent 4, 058, 075, November.
- Pliszka, F.** 1953. Dynamics of feeding relations of the Lake Harsz. *Polish Archives of Hydrobiology*. 1: 270-300 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Pollux, B. J. A., Van der Velde & G. Bij de Vaate, A.** 2010. A perspective on global spread of *Dreissena polymorpha*: a review on possibilities and limitations. In: Van der Velde, G., Rajagopal, S., Bij de Vaate, A. (eds.). *The Zebra Mussel in Europe*. Backhuys Publishers, Leiden/Margraf Publishers, Weikersheim. 45 – 58 p.
- Pollux, B., Minchin, D., Van Der Velde, G., Van Alen, T., MoonVan der Staay, S.Y. & Hackstein, J.** 2003. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in Ireland, AFLP-fingerprinting and boat traffic both indicate an origin from Britain. *Freshwater Biology*. 48: 1127-1139.
- Pucherelli, S. F. & Claudi, R.** 2017. Evaluation of the effects of ultraviolet light treatment on quagga mussel settlement and veliger survival at Davis Dam. *Management of Biological Invasions* 8: 301-310.
- Pucherelli, S., O'Meara, S., Bloom, K, Kirsch, J.** 2016. Habitat Suitability Parameters for Quagga Mussels in the Lower Colorado River System and at Reclamation Managed Facilities. Research and Development Office Science and Technology Program Final Report ST-2015-754F-01. 46 p.

- Pye, R. J., Pemberton, D., Tovar, C., Tubio, J. M. C., Dun, K. A., Fox, S., Darby, J., Hayes, D., Knowles, G. W., Kreiss, A., Siddle, H. V. T., Swift, K., Lyons, A. B., Murchison, E. P. & Woods, G. M.** 2016. A second transmissible cancer in Tasmanian devils. *PNAS*. 113 (2): 374-379.
- Quaglia, F., Lattuada, L., Mantecchia, P. & Bacchetta, R.** 2008. Zebra mussels in Italy: where do they come from? *Biological Invasions*. 10: 555-560.
- Quinn, A., Gallardo, B. & Aldridge, D. C.** 2013. Quantifying the ecological niche overlap between two interacting invasive species: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*). *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst*. DOI: 10.1002/aqc.2414.
- Raabe, Z.** 1966. The parasitic ciliates of *Dreissena polymorpha* and other Bivalvia in the Ohrid Lake. *Acta Protozool*. 4: 1-14 (citado por Molloy et al., 1997).
- Raikow, D. F., Sarnelle, O., Wilson, A. E. & Hamilton, S. K.** 2004. Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with exotic zebra mussels. *Limnol. Oceanogr*. 49 (2): 482–487.
- Rajagopal, S., Pollux, B. J. A., Peters, J. L., Cremers, G., Moon-van der Staay, S. Y., van Alen, T., Eygensteyn, J., van Hoek, A., Palau, A., de Vaate, A. & van der Velde, G.** 2009. Origin of Spanish invasion by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprinting. *Biol. Invasion*. 11: 2147-2159.
- Rajagopal, S., van der Velde, G. & Jenner, H. A.** 2002 Effects of low-level chlorination on zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Water Res*. 36 (12): 3029-3034.
- Ram, J. L. & McMahon, R. F.** 1996. Introduction: the biology, ecology, and physiology of zebra mussels. *American Zoologist*. 239-243.
- Ram, J. L., Crawford, G. W., Walker, J. U., Mojares, J. J., Patel, N., Fong, P. P. & Kyojuka, K.** 1993. Spawning in the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*): Activation by Internal or External Application of Serotonin. *The Journal of Experimental Zoology*. 265: 587-498.
- Ram, J. L., Fong, P., Croll, R. P., Nichols, S. J. & Wall, D.** 1992. The zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), a new pest in North America: reproductive mechanisms as possible targets of control strategies. *Invertebrate Reproduction and Development*. 22: 77-86.
- Ram, J. L., Karim, A. S., Banno, F. & Kashian, D. R.** 2012. Invading the invaders: Reproductive and other mechanisms mediating the displacement of zebra mussels by quagga mussels. *Invertebrate Reproduction & Development*. 56 (1): 21z-32.
- Ram, J.L., Fong, P. P. & Garton, D.W.** 1996a. Physiological aspects of Zebra mussel reproduction: Maturation, spawning, and fertilization. *Am. Zool*. 36: 326-338
- Ram, J.L., Fong, P. P. & Kyojuka, K.** 1996b. Serotonergic mechanisms mediating spawning and oocyte maturation in the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Invertebrate Reproduction and Development*. 30 (13): 29-37.
- Ram, J. L., Karim, A.S., Archaya, P., Jagtap, P., Purohit, S., & Kashian, D. R.** 2011. Reproduction and genetic detection of veligers in changin *Dreissena* populations in the Great Lakes. *Ecosphere*. 2:16 DOI 10.1890/ES10-00118.1
- Ramcharan, C. W. Padilla, D. K. & Dodson, S. I.** 1992. Models to predict potential occurrence and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 49: 2611-2620.
- Reid, D. F. & Orlova, M. I.** 2002. Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasions in the Baltic Sea and North American Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 59 (7): 1144-1158.

- Reid, N. J., Holovachov, O. & Anderson, M. A.** (2012). Nematodes associated with the invasive quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in the Colorado River Aqueduct reservoirs, southern California, USA. *Nematology*. 14 (7): 827-837.
- Rendon-Pimentel L.** 2011. Tratado sobre aguas internacionales entre México y Estados Unidos: Definición y clasificación de sequía. Comisión Nacional del Agua. 16 p.
- Reynolds, J. D. & Donohoe, R.** 2001. Crayfish predation experiments on the introduced zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in Ireland, and their potential for biocontrol. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*. 361: 669-681.
- Ricciardi, A. & MacIsaac, H. J.** 2000. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology & Evolution*. 15 (2): 62-65.
- Ricciardi, A.** 2003. Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: an empirical approach applied to zebra mussel invasions. *Freshwater biology*, 48 (6): 972-981.
- Ricciardi, A. & Whoriskey, F. G.** 2004. Exotic species replacement: shifting dominance of dreissenid mussels in the Soulages Canal, upper St. Lawrence River, Canada. *Journal of the North American Benthological Society*. 23 (3): 507-514.
- Ricciardi, A., Neves, R. J. & Rasmussen, J. B.** 1998. Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionoida) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *Journal of Animal Ecology*. 67 (4): 613-619.
- Ricciardi, A., Serrouya, R. & Whoriskey, F. G.** 1995a. Aerial exposure tolerance of zebra and quagga mussels (Bivalvia: Dreissenidae): implications for overland dispersal. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52 (3): 470-477.
- Ricciardi, A., Snyder, F. L., Kelch, D. O. & Reisinger, H. M.** 1995b. Lethal and sublethal effects of sponge overgrowth on introduced dreissenid mussels in the Great Lakes-St. Lawrence River system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52 (12): 2695-2703.
- Ricciardi, A., Whoriskey, F. G. & Rasmussen, J. B.** 1996. Impact of the *Dreissena* invasion on native unionid bivalves in the upper St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Ricciardi, A., Whoriskey, F. G. & Rasmussen, J. B.** 1997. The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54 (11): 2596-2608.
- Richman, L. & Somers, K.** 2005. Can we use zebra and quagga mussels for biomonitoring contaminants in the Niagara River? *Water, Air, Soil Pollut.* 155-178 DOI:10.1007/s11279-005-0083-6.
- Richter, B. D., Braun, D. P., Mendelson, M. A. & Master, L. L.** 1997. Threats to imperiled freshwater fauna. *Conservation Biology*. 11 (5): 1081-1093.
- Riessen, H. P., Ferro, T. A. & Kamman, R. A.** 1993. Distribution of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) veligers in eastern Lake Erie during the first year of colonization. En: Nalepa T. F. y Schlosser D. W. (editors), *Zebra mussels: Biology, impacts, and control*. Lewis/CRC Press, Inc., Boca Raton, FL. 143-152 p.
- Ritcher, A.** 2008. Quagga Mussel (*Dreissena bugensis*). Pacific Northwest Aquatic Invasive Species Profile. Fecha de actualización: 24 de junio de 2019 http://depts.washington.edu/oldenlab/wordpress/wp-content/uploads/2013/03/Dreissena-bugensis_Ritcher.pdf
- Roditi, H. A., Fisher, N. S. & Sañudo-Wilhelmy, S. A.** 2000. Uptake of dissolved organic carbon and trace elements by zebra mussels. *Nature*. 407 (6800): 78-80.

- Roe, S. L. & MacIsaac, H. J.** 1997. Deepwater population structure and reproductive state of quagga mussels (*Dreissena bugensis*) in Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54 (10): 2428-2433.
- Rolla, M., Consuegra, S., Carrington, E., Hall, D. & de Leaniz, C. G.** 2019. Experimental evidence of invasión facilitation in the zebra mussel-killer shrimp system. *bioRxiv* DOI:10.1101/626432
- Rosaen, A. L., Grover, E. A., & Spencer, C. W.** 2012. The costs of aquatic invasive species to Great Lakes states. Anderson Economical Group, East Lansing, MI. 51p.
- Rosenberg, G. & Ludyanskiy, M. L.** 1994. A nomenclatural review of *Dreissena* (Bivalvia: Dreissenidae), with identification of the quagga mussel as *Dreissena bugensis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 5 (7): 1474-1484.
- Rundle, S. D., Spicer, J. I., Coleman, R. A., Vosper, J. & Soane, J.** 2004. Environmental calcium modifies induced defences in snails. *Proceedings of the Royal Society B* (Suppl.). 271: S67–S70 DOI:10.1098/rsbl.2003.0106
- Ryan, M.** 1998. Low-Frequency Electromagnetism: An effective nonchemical method for control zebra mussel infestation. Abstract from the English International Zebra Mussel and other Nuisance Species Conference. Sacramento, California. March. 16-19.
- Sarnelle O, Knoll L. B., Hamilton S. K., Scheele C. E. H., Wilson A. E. & Rose J. B.** 2005. Invasion by the exotic mussel (*Dreissena polymorpha*) causes an increase in cyanobacterial toxin in lakes with low to moderate nutrients. Proceedings of the 48th annual conference of great lakes research. International Association for Great Lakes Research.
- Schaefer, R. B.** 2001. Nontoxic sparker control of zebra mussels. Reporte final. US Environmental Protection Agency. Phoenix Science and Technology, Inc. 3 p.
- Schaefer, R. B.** 2002. Pulsed acoustic sparker bio-fouling control in heat transfer equipment. Reporte final. US Environmental Protection Agency. Phoenix Science and Technology, Inc. 20 p.
- Schaefer, R., Claudi, R. & Grapperhaus, M.** 2010. Control of zebra mussels using sparker pressure pulses. *J. Am. Water Works Assoc.* 102 (4):113–122.
- Schäfer, S., Hamer, B., Treursic, B., Möhlenkamp, C., Spira, D., Korlevic, M., Reifferscheid, G. & Claus, E.** 2012. Comparison of bioaccumulation and biomarker responses in *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* after exposure to resuspended sediments. *Arch Environ. Contam. Toxicol.* 62:614-627.
- Schloesser, D. W., Metcalfe-Smith, J. L., Kovalak, W. P., Longton, G. D. & Smithee, R. D.** 2006. Extirpation of freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) following the invasion of dreissenid mussels in an interconnecting river of the Laurentian Great Lakes. *Am Midl Nat* 155: 307–320.
- Schloesser, D. W., Nalepa, T. F. & Mackie, G. L.** 1996. Zebra mussel infestation of Unionid bivalves (Unionidae) in North America. *American Zoologist*. 36: 300-310.
- Schonenberg, D.B. & Gittenberger, A.** 2008. The invasive quagga mussel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1879) (Bivalvia: Dreissenidae) in the Dutch Haringvliet, an enclosed freshwater Rhine-Meuse estuary, the western most record for Europe. *Basteria*. 72: 345-352.
- Schreiber, S., Odelström, T., Pettersson, K. & Eichelberg, D.** 1998. The zebra mussel *Dreissena polymorpha* as a food source for the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in Lake Erken-laboratory experiments. Archiv fur Hydrobiologie Spec. Issues: *Advances in Limnology*. 51:169-176.
- Schröder, T., Stank, J., Schernewski, G. & Krost, P.** 2014. The impact of a mussel farm on water transparency in the Kiel Fjord. *Ocean Coast. Manag.* 1010:42-52 DOI: 10-1016/j.ocecoaman.2014.04.034.
- Science, C. & Panel, A.** 2007. California's Response to the Zebra / Quagga Mussel Invasion in the West, (May).

- Sebestyén, O.** 1938. Colonization of two new fauna-elements of Pontus-origin (*Dreissena polymorpha* Pall. and *Corophium curvispinum* go sars forma devium Wundsch) in Lake Balaton. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen. 8 (3): 169-182 citado por Molloy *et al.* (1997).
- Secor, C. L., Mills, E. L., Harshbarger, Kuntz, J. H. T., Gutenmann W. H & Lisk, D. J.**1993. Bioaccumulation of toxicants, element and nutrient composition, and soft tissue histology of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) from NY State waters. *Chemosphere*. 26 (8): 1559-1575.
- Selegean, J. P. W., Kusserow, R., Patel, R., Heidtke, T. M. & Ram, J. L.** 2001. Using zebra mussels to monitor *Escherichia coli* in environmental waters. *Journal of Environmental Quality*. 30 (1): 171–179.
- SEMAR.** 2018. Villa Hermosa, Tabasco. <https://digaohm.semar.gob.mx/cuestionarios/cnarioVillahermosa.pdf> Consultado el 20 de agosto de 2019.
- Sergei F. I., Giamberini L. Molloy D. P. & bij de Vaate A.** 2003. Bacterial Endocytobionts within Endosymbiotic Cilates in *Dreissena polymorpha* (Lamellibranchia Mollusca). *Acta Protozool* 42: 31-39
- Sheherbakov, P. S., Grigoryan, F. Y. & Pogrebnyak, N. V.** 1974. Distribution of high- frequency vibration in hulls of Krasnograd-class ships equipped with ultrasonic antifouling protection systems. In: Transaction. Technical Operations of the Maritime Fleet. Thermochemical Studies. Control of Corrosion and Fouling. No. AD 778380, February.
- Sherman, J. J., Murray, B. A., Woolnough, D. A., Zanatta, D. T. & Uzarski, D. G.** 2013. Assessment of remnant unionid assemblages in a selection of Great Lakes coastal wetlands. *J Great Lakes Res*. 39: 201–210.
- Sherstyuk, V. V. & Severenchuk, N. S.** 1989. Invertebrates as fodder objects for fish. In: Invertebrates and Fish from Dnepr and Its Reservoirs, 117-135 p. Kiev: Naukova Dumka (in Russian) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Silayeva, A. A. & Protasov, A. A.** 2005. The structure of *Dreissena* communities in the littoral zone of the Kanev reservoir. *Vestn Tûmensk Univ*. 5: 112–115.
- Silverman, H., Achberger, E. C., Lynn, J. W. & Dietz, T. H.** 1995. Filtration and utilization of laboratory-cultured bacteria by *Dreissena polymorpha*, *Corbicula fluminea*, and *Carunculina texasensis*. *The Biological Bulletin*. 189 (3): 308-319.
- Singer S, Van Fleet, A. L., Viel, J. J. & Genevese, E. E.**1997. Biological control of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* and the snail *Biomphalaria glabrata*, using Gramicidin S and D and molluscicidal strains of *Bacillus*. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*.18: 226–231
- Smee, D. L. & Weissburg, M. J.** 2006. Hard clams (*Mercenaria mercenaria*) evaluate predation risk using chemical signals from predators and injured conspecifics. *Journal of Chemical Ecology*. 32: 605–619.
- Smith, B. R., Aldridge, D. C. & Tanentzap, A. J.** 2018. Mussels can both outweigh and interact with the effects of terrestrial to freshwater resource subsidies on littoral benthic communities. *Science of the Total Environment*. 622-623 p.
- Smylie, P. H. P.** 1994. Growth and abundance of the larvae of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) in relation to environmental factors in Lake Erie. M.Sc. Diss., University of Guelph, Guelph, Ontario.
- Sorba, E. A. & Williamson, D. A.** 1997. Zebra Mussel Colonization Potential in Manitoba, Canada. Water Quality Management Section, Manitoba Environment, Report No. 97-07.

- Soudant, P. E., Chu, F. L. & Volety, A.** 2013. Host-parasite interactions: marine bivalve molluscs and protozoan parasites, Perkinsus species. *J. Invertebr. Pathol.* 114: 196-216 DOI: 10.1016/j.jip.2013.06.001.
- Spataru, P.** 1967. Nutrition and some trophic relationships in *Lepomis gihbosus* (Linnaeus) 1758 in the Crapina Jijila Pond complex, Danube flood area. *An. UI/iv. Bucuresti Ser. Stiint. Nat. Cbim.*, 16: 151-159 (in Romanian) citado por Molloy *et al.* (1997).
- Spidle, A. P., Marsden, J. E., & May, B.** 1994. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Dnieper River, Ukraine, on the basis of allozyme variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 51 (7): 1485-1489.
- Spidle, A. P., May, B. & Mills, E. L.** 1995. Limits to tolerance of temperature and salinity in the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52 (10): 2108-2119.
- Sprecher, L. & Getsinger, D.** 2000. Zebra Mussel Chemical Control Guide. US Army Corps of Engineers®
- Sprung, M. & Rose, U.** 1988. Influence of food size and food quantity on the feeding of the mussel *Dreissena polymorpha*. *Oecologia*. 77 (4): 526-532.
- Sprung, M.** 1993. The other life: an account of present knowledge of the larval phase of *Dreissena polymorpha*. En: T. F. Nalepa T. F. and y D. W. Schlosser D. W. (editors), *Zebra Mussels: Biology, impacts, and control*. Lewis Publishers, CRC Press, Boca Raton, FLA. 39-53 p.
- Stanczykowska, A. & Lewandowski, K.** 1993. Thirty years of studies of *Dreissena polymorpha* ecology in Mazurian Lakes of Northeastern Poland. En: Nalepa T. F. y Schlosser D. W. (editors), *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. 1993. 3-37 p.
- Stanczykowska, A.** 1977. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 24: 461-530.
- Starr, M., Himmelman, J. R. & Therriault, J. C.** 1990. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*. 247: 1071-1074.
- Stepien, C. A., Hubers, A. N. & Skidmore, J. L.** 1999. Diagnostic genetic markers and evolutionary relationships among invasive dreissenoid and corbiculoid bivalves in North America: phylogenetic signal from mitochondrial 16S rDNA. *Mol. Phylogenet.* 13: 31-49 D OI 10.1006/mpvev.1999.0666.
- Stepien, C. A., Taylor, C. D. & Dabrowska, K. A.** 2002. Genetic variability and phylogeographical patterns of nonindigenous species invasión: a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations. *Journal of Evolutionary Biology*. 15: 314-328.
- Stepien, C. A., Taylor, C. D., Grigorovich, I. A., Shirman, S.V., Wei, R., Korniushev, A. V. & Dabrowska, K. A.** 2003. DNA and systematic análisis of invasive and native dreissenid mussels: Is *Dreissena bugensis* really *D. rostriformis*? *Aquatic invaders*. 14 (2): 1-10.
- Stepien, C.A., Brown, J.E., Neilson, M.E. & Tumeo, M.A.** 2005. Genetic diversity of invasive species in the Great Lakes versus their Eurasian Source populations: insights for risk análisis. *Risk Analysis*. 25: 1043-1060.
- Stimac, D.** 2014. Frozen fowl. David Stimac Photography. Fecha de actualización: 24 de junio de 2019. <https://davidstimac.wordpress.com/2014/01/31/winter-waterfowl/>
- Stoeckmann, A. M. & Garton, D. W.** 2001. Flexible energy allocation in zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in response to different environmental conditions. *J. North Am. Benthol. Soc.* 20: 486-500.
- Stoeckmann, A. M.** 2003. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60:126-134.

- Strakova, A. & Murchison, E. P.** 2015. The cancer which survived: insights from the genome of a 11000 year-old cancer. *Current Opinion in Genetics & Development*, 30: 49-55 DOI: 10.1016/j.gde.2015.03.005.
- Strayer, D. L. & Malcom, H. M.** 2007 Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on native bivalves: the beginning of the end or the end of the beginning? *J.N. Am Benthol Soc* 26: 111–122.
- Strayer, D. L. & Smith, L. C.** 1993. Distribution of the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in Estuaries and Brackish Waters. En: Nalepa T. F. y Schlosser D. W. (editors), *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. 1993. 715-727 p.
- Strayer, D. L.** 1991. Projected distribution of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48 (8): 1389-1395.
- Strayer, D. L.** 1999. Effects of alien species on freshwater mollusks in North America. *Journal of the North American Benthological Society*. 18 (1): 74-98.
- Strayer, D. L.** 2009. Twenty years of zebra mussels: lessons from the mollusk that made headlines. *Front Ecol Environ*. 7 (3): 135-141.
- Strayer, D. L., Caraco, N. F., Cole, J. J., Findlay, S. & Pace, M. L.** 1999. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves. *BioScience*. 49: 19-27.
- Strayer, D. L., Downing, J. A., Haag, W. R., King, T. L., Layzer, J. B., Newton, T. J. & Nichols, S. J.** 2004. Changing perspectives on pearly mussels, North America's most imperiled animals. *BioScience*. 54 (5): 429-439.
- Strayer, D. L., Smith, L. C., Pace, M. L., Fischer, D. T. Powell, J. & Ambrose, P.** 1996. Arrival, spread, and early dynamics of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population in the Hudson River estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1143-1149
- Stumpf P., Failing K., Papp, T., Nazir, J., Bohm, R. & Marschang R.E.** 2010. Accumulation of a low pathogenic avian influenza virus in zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Avian Diseases* 54: 1183–1190.
- Summers, R. B. Thorp, J. H., Alexander, J. E., & Fell, R. D.** 1996. Respiratory adjustment of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in response to chronic turbidity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1626–1631.
- Taskinen, J. & Valtonen, E. T.** 1995. Age-, size-, and sex-specific infection of Anodonta piscinalis (Bivalvia: Unionidae) with Rhipidocotyle fennica (Digenea: Bucephalidae) and its influence on host reproduction. *Canadian Journal of Zoology*. 73: 887–897.
- Ten Winkel E.H. & Davids, C.** 1982 . Food selection by *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca: Bivalvia). *Freshwater Biology*. 12: 553– 558.
- Teubner, D., Wesslein, A.K., Ronne, P.B., Veith, M., Frings, C. & Paulus, M.** 2016. Is a visuo-haptic differentiation of zebra mussel and quagga mussel based on a single external morphometric shell character possible? *Aquat. Invasions*. 11: 145-154
- Texas Clean Rivers Program and International boundary and water Commission, United States Section.** 2008. Rio Grande Basin, Regional Assessment of Water Quality. 96 pp.
- Therriault, T. W., Docker, M. F., Orlova, M. I., Heath, D. D. & MacIsaac, H. J.** 2004. Molecular resolution of the family Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of Mytilopsis leucophaeata in the Black Sea basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 30 (3): 479-489.
- Therriault, T. W., Orlova, M. I., Docker, M. F., MacIsaac, H. J. & Heath, D. D.** 2005. Invasion genetics of a freshwater mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Eastern Europe: high gene flow and multiple introductions. *Heredity*. 95: 16-23.

- Therriault, T. W., Weise, A. M., Higgins, S. N., Guo, Y. & Duhaime, J.** 2012. Risk assessment for three dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha*, *Dreissena rostriformis bugensis*, and *Mytilopsis leucophaeata*) in Canadian Fresh water Ecosystems. Canadian Science Advisory Secretariat.
- Thomas, K. V. & Brooks, S.** 2010. Mini review: The environmental fate and effects of antifouling Paint biocides. *Biofouling*. 26 (1):73-88.
- Thorp, J. H., Alexander Jr, J. E., Bukaveckas, B. L., Cobbs, G. A. & Bresko, K. L.** 1998a. Responses of Ohio River and Lake Erie dreissenid molluscs to changes in temperature and turbidity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 220–229.
- Thorp, J. H., Delong, M. D. & Casper, A. F.** 1998b. *In situ* experiments on predatory regulation of a bivalve mollusc (*Dreissena polymorpha*) in the Mississippi and Ohio Rivers. *Freshwater Biology*. 39: 649-661.
- Tillitt, D. E., Zajicek, J. L., Brown, S. B., Brown, L. R., Fitzsimons, J. D., Honeyfield, D. C., Holey, M. E. & Wright, G. M.** 2005. Thiamine and thiaminase status in forage fish of salmonines from Lake Michigan. *J. Aquat. Anim. Health*. 17 (1):13–25.
- Tillitt, D. E., Riley, S. C., Evans, A. N., Nichols, S. J., Zajicek, J. L., Rinchar, J., Richter C. A & Krueger, C. C.** 2009. Dreissenid mussels from the Great Lakes contain elevated thiaminase activity. *Journal of Great Lakes Research*. 35: 309–312.
- Toews, S., M. Beverley-Burton, & Lawrimore, T.** 1993. Helminth and protist parasites of zebra mussels, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), in the Great Lakes region of southwestern Ontario, with comments on associated bacteria. *Can. J. Zool.* 71:1763-1766.
- Travina, O. V., Bernal, Y. V., Aksenova, O. V., Shevchenko, A. R. & Sokolova, S. E.** 2019. Infection of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) with *Phyllodistomum micrcotyle* (Digenea: Gorgoderidae) in the Norther Dvina River Basin, Northern Russia. *Biharean biologist*. 13 (1): 49-51.
- Troy, C. D., Ahmed, S., Hawley, N., & Goodwell, A.** 2012. Cross-shelf thermal variability in southern Lake Michigan during the stratified periods. *J. Geophys. Res. Oceans*. 117: 1–16.
- Turner, C. B.** 2010. Influence of zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis*) mussel invasions on benthic nutrient and oxygen dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67: 1899-1908 DOI: 10.1139/F10-107.
- Tyner, E. H., Bootsma, H. A., & Lafrancois, B. M.** 2015. Dreissenid metabolism and ecosystem-scale effects as revealed by oxygen consumption. *Journal of Great Lakes Research*. 41 (3): 27-37.
- U.S. Department of the Interior Bureau of Reclamation.** 2014. Coatings for Mussel Control — Results from Six Years of Field Testing. Denver, Colorado. 19 p.
- U.S. Fish and Wildlife Service (USFWS).** 2015. Quagga Mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) Ecological Risk Screening Summary. 21 p.
<https://www.fws.gov/fisheries/ans/erss/highrisk/Dreissena-rostriformis-bugensis-ERSS-revision-June2015.pdf>
- USACE, SWF (Fort Worth District).** 2013. Zebra Mussel Resource Document, Trinity River Basin, Texas. Prepared under USACE contract W9126G-09-D-0067 by GSRC, Alan Plummer Associates, Inc., and Lockwood, Andrews, and Newman, Inc. Print.
- Van Benschoten, J. E., Jensen, J. N., Lewis, D. & Brady, T. J.** 1993. Chemical oxidants for controlling Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): A synthesis of recent laboratory and field studies. In: Zebra mussels-biology, impacts and control (eds. T.F. Nalepa and D.W. Schloesser). *Lewis Publ.* Boca Raton. 599-621 p.
- van der Velde, G., Rajagopal, S. & bij de Vaate, A.** 2010. From zebra mussels to quagga mussels: an introduction to the Dreissenidae. En: van der Velde, G., Rajagopal, S. & bij de Vaate, A. (eds.). *The*

- zebra mussel in Europe*. Backhuys Publishers, Leiden/Margraf Publishers, Weikersheim. 1 – 10 p.
- Vanderploeg, H. A., Liebig, J. R., Carmichael, W. W., Agy, M. A., Johengen, T. H., Fahnenstiel, G. L. & Nalepa, T. F.** 2001. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic *Microcystis* blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58 (6): 1208-1221.
- Vanderploeg, H. A., Nalepa, T. F., Jude, D. J., Mills, E. L., Holeck, K. T., Liebig, J. R. & Ojaveer, H.** 2002. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 59 (7): 1209-1228.
- Vanni, M. J.** 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 311-370.
- Vaughn, C. C. & Taylor, C. M.** 1999. Impoundments and the decline of freshwater mussels: a case study of an extinction gradient. *Conservation Biology*. 13 (4): 912-920.
- Verween, A., Vincx, M. & Degraer, S.** 2010. *Mytilopsis leucophaeata*: The brackish water equivalent of *Dreissena polymorpha*? A review. In: Van der Velde, G., Rajagopal, S., Bij de Vaate, A. (eds). *The Zebra Mussel in Europe*. Backhuys Publishers, Leiden/Margraf Publishers, Weikersheim. 29-44 p.
- Vilaplana, J. V. & Hushak, L. J.** 1994. Recreation and the Zebra Mussel in Lake Erie, Ohio. Technical Summary. OHSU-TS-023. Ohio Sea Grant College Program. Columbus, OH.
- Vitousek, P. M., D'antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M. & Westbrooks, R.** 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*. 1-16.
- Voronchuck, L. V., O.I. Kudrinskaya, & Matchinskaya S.** 1983. Feeding base and feed of fry in a zone affected by the Tripolskaya electric water-power station. *Gidrobiol. Zh.* 19: 2630 (in Russian) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Voroshilova, I. S.** 2016. Morphological and genetic identification of freshwater Dreissenid Mussels: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), and *D. rostriformis bugensis* Andrusov, 1897 (Dreissenidae, Bivalvia). *Russ. J. Biol. invasions*. 7: 26-32 DOI 10.1134/S2075111716010124
- Voroshilova, I. S., Artamonova, V. S., Makhrov, A. A. & Slynko, Y. V.** 2010. Natural Hybridization of Two Mussel Species *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897). *Biol. Bull.* 37: 542–547.
- Wakida-Kusunoki, A. T., Wakida, F. T. & De Leon-Sandoval, J. M.** 2015. First record of quagga mussel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia, Dreissenidae) from Mexico. *BioInvasions Records*. 4 (1): 31-36.
- Walker, L. R. & Vitousek, P. M.** 1991. An invader alters germination and growth of native dominant tree in Hawai'i. *Ecology*. 72 (4): 1449-1455.
- Waller D. L. & Fisher S. W.** 1998. Evaluation of several chemical disinfectants for removing zebra mussels from unionid mussels. *Progress in Fish-Culturist*. 60: 307–310.
- Waller D.L., Luoma, J. A. & Erickson, R.** 2016. Safety of the molluscicide Zequanox® to nontarget macroinvertebrates *Gammarus lacustris* (Amphipoda: Gammaridae) and *Hexagenia* spp. (Ephemeroptera: Ephemeridae). *Management of Biological Invasions*. 7 (3): 269 – 280.
- Waller, D. L., Rach, J. J., Cope, W. G., Marking, L. L., Fisher, S. W. & Dobrowska, H.** 1993. Toxicity of candidate molluscicides to zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and selected nontarget organisms. *J. Great Lakes Res.* 19: 695-702.
- Walz, N.** 1978. The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in Lake Constance. I. Pattern of activity, feeding and assimilation efficiency. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 55 (1): 83-105.

- Wang, S. Y. & Denson, D. R.** 1995. A histological study of the reproductive pattern of zebra mussels. US Army Engineer Waterways Experiment Station. 95–2029. p.
- Warner, G. F., Wood, J. C. & Orr-Ewing, R. H.** 1995. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) feeding on pond snails: optimal foraging. *Freshwater Crayfish*. 8: 352-359.
- Warren, M. L. & Haag, W. R.** 2005. Spatio-temporal patterns of the decline of freshwater mussels in the Little South Fork Cumberland River, USA. *Biodiversity and Conservation*. 14 (6): 1383-1400.
- Watters, A.** 2011. Effectiveness of EarthTec® on killing invasive quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) and preventing their colonization in the Western U.S. UNLV Theses, Dissertations, Professional Papers, and Capstones. 908. <https://digitalscholarship.unlv.edu/thesesdissertations/908>
- Watters, A., Gerstenberger, S. L. & Wong, W. H.** 2013. Effectiveness of EarthTec® for killing invasive quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) and preventing their colonization in the Western United States. *Biofouling*. 29 (1): 21-28.
- Weissburg, M. J. & Zimmer-Faust, R. K.** 1994. Odor plumes and how blue crabs use them in finding prey. *Journal of Experimental Biology*. 197: 349–375.
- Weissburg, M. J., Ferner, M. C., Pisut, D. P. & Smeed, D. L.** 2002. Mini review ecological consequences of chemically mediated prey perception. *Journal of Chemical Ecology*. 28: 1953–1970.
- Wells S., Counihan, T. D., Puls, A. Sytsma, M. & Adair, B.** 2010. Prioritizing zebra and quagga mussel monitoring in the Columbia River Basin. Prepared for Bonneville Power Administration and the Pacific States Marine Fisheries Commission. Portland State University, Portland, OR, United States Geological Survey, Western Fisheries Research Center, Cook, WA.
- Whittier, T. R., Ringold, P. L., Herlihy, A. T. & Pierson, S. M.** 2008. A calcium- based invasion risk assessment for zebra and quagga mussels (*Dreissena* spp). *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6 (4): 180-184.
- Wiktor, K.** 1958. Larvae of *Dreissena polymorpha* Pall. as a food for fish spawn. *Przegl. Zool.* 2 (3): 182-184. (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Wildish, D. J. & Kristmanson, D. D.** 1985. Control of suspension feeding bivalve production by current speed. *Helgolander Meeresuntersuchungen. Hamburg*. 39 (3): 237-243.
- Wildish, D. J. & Miyares, M. P.** 1990. Filtration rate of blue mussels as a function of flow velocity: preliminary experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 142 (3): 213-219.
- Wilke, T., Schultheiß, R., Albrecht, C., Bornmann, N., Trajanovski, S. & Kevrekidis, T.** 2010. Native *Dreissena* freshwater mussels in the Balkans: In and out of ancient lakes. *Biogeosciences*, 7, 3051–3065 DOI: 10.5194/bg-7-3051-2010.
- Williams, J. D., Warren, M. L. Jr., Cummings, K. S., Harris, J. L. & Neves, R. J.** 1993. Conservation status of freshwater mussels of the United States and Canada.
- Wilson, A. B., Boulding, E. G. & Naish, K. A.** 1999. Characterization of tri- and tetranucleotide microsatellite loci in the invasive mollusc *Dreissena bugensis*. *Mol. Ecol.* 8: 692-693.
- Winters A., Marsh L. T. & Faisal M.** 2010. Bacterial Assemblages Associated with Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) Populations in the Laurentian Great Lakes Basin (USA). *Journal of Selfish*. 29 (4): 985-988.
- Winters, A. D., Marsh, T. L. & Faisal, M.** 2011. Heterogeneity of bacterial communities within the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Laurentian Great Lakes Basin. *Journal of Great Lakes Research*. 37 (2): 318-324.
- Wolgamood, M., Hnath, J. G., Brown, S. B., Moore, K., Marcquenski, S. V., Honeyfield, D. C., Hinterkopf, J. P., Fitzsimons, J. D. & Tillitt, D. E.** 2005. Temporal and spatial variation of early mortality syndrome in salmonids from Lakes Michigan and Huron. *J. Aquat. Anim. Health*. 17 (1): 65–76.

- Wong, W. H., Levinton, J. S., Twining, B. S. & Fisher, N. S.** 2003. Assimilation of micro-and mesozooplankton by Zebra Mussels: A demonstration of the food web link between zooplankton and benthic suspension feeders. *Limnol. Oceanogr.* 48: 308-312.
- Wormington, A. & Leach, J. H.** 1992. Concentrations of migrant diving ducks at Point Pelee National Park, Ontario, in response to invasion of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*. *Canadian field-naturalist. Ottawa ON.* 106 (3): 376-380 (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Wright, D. A., Setzler-Hamilton, E. M., Magee, J. A., Kennedy, V. S. & McIninch, S. P.** 1996. Effect of salinity and temperature on survival and development of young zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena bugensis*) mussels. *Estuaries*. 19 (3): 619-628.
- Wu Y, Bartell SM, Orr J, Ragland J. & Anderson D.** 2010 A risk-based decision model and risk assessment of invasive mussels. *Ecol Complex.* 7:243–255.
- Yablonskaya, E. A.** 1985. The Caspian Sea: Fauna and Biological Productivity, Moscow: Nauka (in Russian) (citado por Molloy *et al.*, 1997).
- Young, B. L., Padilla, D. K., Schneider, D. W. & Hewett, S. W.** 1996. The importance of size-frequency relationships for predicting ecological impact of zebra mussel populations. *Hydrobiologia.* 352: 151–158.
- Zaiko, A., Daunys, D. & Olenin, S.** 2009. Habitat engineering by the invasive zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas) in a boreal coastal lagoon: impact on biodiversity. *Helgol. Mar. Res.* 63 (1): 85–94 DOI: 10.1007/S10152-008-0135-6
- Zdun V.** 1965. Trematode larvae parasitizing dreissenids in the lower Danube. In: The Conference on Dreissenid Biology and the Protection of Hydroconstructions from *Dreissena* Growth. 14-15 p.
- Zdun, V. I., Kiselene, V. K., Karatayev, A. Y. & Makarova, G. E.** 1994. Parasites. In: Starobogatov, J.I. (ed.). *Freshwater Zebra Mussel Dreissena polymorpha (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Systematics, Ecology, Practical Meaning.* Nauka Press, Moscow, in Russian. 196–205 p.
- Zebra Mussels.** 2010 100th Meridian Initiative 1998-2011. About the 100th Meridian Initiative. Missouri Department of Conservation, Invasive Species Coordinator. 27/02/17, de U.S. Fish & Wildlife Service, University of Texas Arlington. <http://www.100thmeridian.org/>
- Zhokhov, A. E.** 2001. The study of the transition of Cyprinidae fish to feeding on mollusk *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) in the Rybinsk reservoir using parasite Aspidogaster (Aspidogastrea, Aspidogastriidae). *Journal of Ichthyology.* 41 (8): 620-624.
- Zhu, B., Fitzgerald, D. G., Mayer, C. M., Rudstam, L. G. & Mills, E. L.** 2006. Alteration of ecosystem function by Zebra Mussels in Oneida Lake: impacts on submerged macrophytes. *Ecosystems.* 9: 1017-1028.
- Zhulidov, A. V., Kozhara, A. V., Scherbina, G. H., Nalepa, T. F., Protasov, A., Afanasiev, S. A. & Pavlov, D. F.** 2010. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the Old World: A synthesis of data. *Biological Invasions.* 12: 1923–1940 DOI: 10.1007/s10530-009-964-y.
- Zhulidov, A. V., Pavlov, D. F., Nalepa, T. F., Scherbina, G. H., Zhulidov, D. A. & Gurtovaya. T. Yu.** 2004. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River System, Russia.
- Zieritz, A., Gum, B., Kuehn, R. & Geist, J.** 2012. Identifying freshwater mussels (Unionoida) and parasitic glochidia larvae from host fish gills: a molecular key to the North and Central European species. *Ecology and Evolution.* 2: 740–750 DOI 10.1002/ece3.220
- Zook, B. & Phillips, S.** 2009. Recommended Uniform Minimum Protocols and Standards for Watercraft Interception Programs for Dreissenid Mussels in the Western United States. Western Regional Panel on Aquatic Nuisance Species. Fecha de actualización: abril de 2019.

<http://www.aquaticnuisance.org/wordpress/wp-content/uploads/2009/01/Recommended-Protocols-and-Standards-for-Watercraft-Interception-Programs-for-Dreissenid-Mussels-in-the-Western-United-States-September-8.pdf>

Zu Ermgassen, P. S. E. & Aldridge, D. C. 2011. Predation by the invasive American signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* Dana, on the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* Pallas: the potential for control and facilitation. *Hydrobiologia*. 658 (1):303-315.