

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO LIMNOLOGICO DE MOLUSCOS PELECIPODOS EN LA CUENCA DEL PLATA, CON PARTICULAR REFERENCIA A SUS RELACIONES TROFICAS

Argentino A. BONETTO* y Mónica P. TASSARA**

SUMMARY: Contribution to the limnological knowledge of pelecypod mollusks in the Río de la Plata Basin, with particular reference to their trophic relationships.

Despite the undeniable limnological importance of the malacological fauna in the waters of Río de la Plata Basin, the current knowledge on this topic is very poor, fragmentary and geographically limited. Moreover existing limnological literature generally focuses on their very complex taxonomic problems.

Thus, this paper conceived on the basis of available literature, unpublished data and our own research, represents a first attempt to bring together the most significant limnological information related to the mollusks of the above mentioned basin and to begin with, the pelecypods. Also it intends to provide as far as possible a complete and integrative panorama of the role of different species in its participation in trophic nets, specially those dealing with the fish and fisheries. The effect and possible future consequences of the invasion on this waters by species of the genus *Corbicula*, are also considered.

INTRODUCCION

Dentro de la fauna del limnobiós los moluscos ocupan un lugar destacado tanto por su diversidad, frecuencia, abundancia, y a veces muy importante biomasa, como por las variadas y complejas interrelaciones que establecen con los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas acuáticos, a lo que cabe sumar aspectos aplicados, incluyendo algunos de mucho interés sanitario. Pese a ello, su consideración en los múltiples temas que plantea la investigación limnológica, aparece como bastante limitada y puntual, cuando no simplemente anecdótica, lo que origina una situación que puede resultar perjudicial al adecuado tratamiento de tales estudios, tanto más si los mismos involucran —aunque en forma muy parcial— a grandes y complejos sistemas fluviales, como los que integran la llamada Cuenca del Plata.

En consecuencia, se pretende en el presente trabajo considerar sumariamente, sobre la base de los estudios realizados y antecedentes disponibles, los aspectos malacológicos que se estiman de mayor interés e importancia limnológica en estas aguas. Asimismo, se procura proporcionar información más completa e integrada respecto al papel que juegan sus distintas especies en la vasta y compleja gama de relaciones tróficas y factores concurrentes que hacen fundamentalmente a la producción pesquera.

* Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET, INIDEP, CC 175 (7600) Mar del Plata. Museo Argentino de Ciencias Naturales, Av. Angel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires. Part.: Av. Independencia 2041, 2 "B", 1225 Buenos Aires, Argentina.

** Becaria de la CIC en Div. Zoología Invertebrados, Fac. Ciencias Nat. y Museo, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata. Part.: 67, No. 324, Dpto. 7, 1900 La Plata, Argentina.

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325-108X	v. 14/15	n. 25/26	págs. 17-54	1987/8
--------	-----------	-------------------	----------	----------	----------------	--------

Indudablemente, tales estudios requieren una adecuada complementación autoecológica de campo y laboratorio, relativos a los ciclos de vida, crecimiento, reproducción, dinámica de las poblaciones y aspectos energéticos, sin descuidar aquellos fisiológicos que hacen a la alimentación, excreción y metabolismo. Pero, estas líneas consideradas básicas (Burky 1983) carecen de mayores antecedentes en nuestro medio, salvo quizás en lo referido a la reproducción, y, en todo caso, representan e identifican importantes líneas de investigación que deben implementarse.

Además, se considera que tales investigaciones adquieren especial relevancia frente a la creciente presión antrópica en este gran sistema fluvial, de modo que deben activarse en lo posible antes que se llegue a desdibujar o trastornar sustancialmente el papel que juegan los moluscos en estas aguas, e impida identificar, interpretar y evaluar los más importantes fenómenos involucrados. Por último, se estima que tal conocimiento es necesario cuando no indispensable para poder definir las estrategias más apropiadas que hagan al mejor manejo de los recursos del limnobiós regional.

En general los moluscos de mayor biomasa, tanto pelecípodos como gasterópodos, son esencialmente bentónicos, en tanto que los de menor talla y peso tienden a asociarse con la macrofitia, sobre todo a la flotante, de mayor desarrollo radicular, lo que implica incrementar la capacidad de soporte, de obtención de alimentos y protección.

Desde luego, lo expresado no pretende establecer un real distingo, ya que resultaría en gran parte arbitrario, puesto que en muchos casos una misma especie puede cambiar alternativamente de sustrato en respuesta a diversas motivaciones ecológicas, relacionadas con la nutrición, reproducción u otras causales. Pueden, incluso, darse situaciones de más difícil delinde, cual es el caso de la vegetación arraigada o de la flotante que por diversos factores se fija o contacta un cierto tiempo con el fondo de la cubeta, donde los moluscos pueden trasladarse sin obstáculos de la planta a los sedimentos del fondo o viceversa. Estos son en general los casos más frecuentes en muchos gasterópodos, donde la dificultad del distingo de estas comunidades o colectivos, los sustrae de una terminología que no pocas veces resulta tan enmarañada como de dudosa utilidad.

LOS MOLUSCOS DULCEACUICOLAS DE AMERICA NEOTROPICA

En términos generales, los moluscos de las aguas continentales de América Neotrópica no se caracterizan por una remarcable especiación ni por una destacable abundancia, particularmente en sus taxas de mayor corpulencia y biomasa. De tal manera, si nos atenemos a la náyades, para referirnos a uno de los grupos con especies más voluminosas y quizás de más amplia distribución (cual sería el caso de *Anodontites trapesialis*, corrientemente la más corpulenta, y que se extiende desde México hasta las aguas de la Cuenca del Plata, Haas 1931), nos encontramos con que el número de especies resulta muy inferior a lo atribuido en los primeros trabajos taxonómicos (Haas 1930-31; Bonetto y colaboradores 1954,

1960, 1962, 1963, 1965a, 1965b, 1966, 1967a, 1967b, entre otros). Por otra parte, la densidad poblacional de estas náyadas resulta bastante irregular, ocurriendo a veces que prácticamente no se registren en amplios sectores de grandes sistemas fluviales, cual es el caso del Amazonas y del Orinoco. Tal situación estaría relacionada, en lo fundamental, con las características químicas de las aguas. En muchos ríos del enorme complejo fluvial del Amazonas, el calcio resulta muy pobre o prácticamente indetectable en dependencia de las características geológicas de su cuenca (Sioli 1965, Davies y Walter 1968), y en el Orinoco, sólo los ríos de la pendiente de los Andes poseen destacables tenores de calcio (como en el caso del río Apure con promedios anuales de más de 16 mg/l), contrariamente a lo que ocurre con los que nacen en el escudo cristalino de las Guayanas, como el Caura y el Caroní, con promedios anuales de calcio de 0,6-0,5 mg/l, respectivamente (Lewis y Saunders, Ms).

Pero, en el río Magdalena, establecido en un amplio valle andino, abundan los representantes de Mutelacea (aunque faltan al parecer los de la superfamilia Unionacea) a la vez que registran importantes concentraciones de las "ostras de agua dulce" del género *Acostea*, de conchas fuertemente calcificadas (Granados 1973). En los ríos de la Cuenca del Plata, de igual modo, la abundancia de náyadas acrece en la medida que los grandes ríos y sus afluentes reciben menos aportaciones del escudo cristalino brasileño y se incrementa la influencia andina, como ocurre en parte de la margen derecha del río Paraguay y del Paraná Medio e Inferior. En estas aguas, si bien el número de especies tampoco resulta muy grande (contrariamente a lo considerado en las etapas iniciales descriptas), pueden alcanzar una densidad poblacional de mucha importancia, que en los ambientes lenfíticos del valle aluvial del Paraná Medio llegan a superar los 1.000 kg/ha. (Bonetto *et al.* 1970, 1973).

Las características de los Unionacea sudamericanos (Hyriinae) son expresivas de un parentesco no muy lejano con los de América del Norte. Pero el número de las especies existentes es mucho más reducido, resultando por lo común bastante menor la biomasa y densidad poblacional que llegan a desarrollar respecto a las náyades neárticas, en áreas poco poluidas o perturbadas por la actividad antrópica.

De cualquier manera, una biomasa tan elevada como la que puede registrarse en los ambientes lenfíticos de la planicie de inundación del Paraná (con fuerte tendencia a la conformación de taxocenosis caracterizadas por la clara dominancia de una o unas pocas especies), indica que estos moluscos seguramente deben representar un componente bentónico de importante gravitación en dichos ecosistemas.

Como es conocido, su actividad filtradora, en general, supera holgadamente las propias necesidades energéticas. Además, el aprovechamiento de la ingesta es moderado de modo que devuelven al medio con las excretas una importante cantidad de microorganismos (particularmente de bacterias y algas pequeñas a medianas) variablemente atacados, así como detritos (sobre todo derivados de macrófitas) con un proceso mayor de de-

gradación, que, en general, los tornan más fácilmente aprovechables por otros componentes de la biota acuática.

En esta actividad filtradora se incorporan también importantes cantidades de sólidos minerales suspendidos (fundamentalmente aportados por las crecientes), contribuyendo al proceso deposicional de los mismos, con lo que se incrementa la permeabilidad lumínica de las aguas, lo que puede favorecer en grado significativo la tasa de fijación de carbono por parte de los organismos fotosintetizadores. Es de recordar, también, que estos sólidos suspendidos aportados con las crecientes anuales —sobre todo en el caso del valle aluvial del río Paraná Medio— contribuyen generalmente con importantes cantidades de nutrientes, particularmente en forma de fósforo adsorbido (Pedrozo y C. Bonetto 1987 Ms; Bonetto y Wais 1987, Pedrozo 1988). Las náyades posibilitan en buena parte su retención y más rápida sedimentación en los períodos en que las aguas de creciente pasen sobre estos ambientes lenfíticos inundados, para ocupar sectores más amplios del valle aluvial (en relación con las alturas hidrométricas alcanzadas), y aún —aunque en menor escala— en los períodos de su retorno al cauce principal del río. Esto representa también un proceso que contribuye al más rápido cegamiento de estos cuerpos de agua. Pero, tal actividad tendría mucha más significación cualitativa que cuantitativa, dada las características de los sólidos suspendidos. Además, la formación, evolución y colmatación de tales ambientes lenfíticos es bastante dinámica e irregular, ocurriendo con frecuencia que estos procesos pueden verse muy alterados e incluso resultar extinguidos grandes sectores de limnotopos del valle aluvial por la erosión de brazos secundarios del río o por el río mismo, y no por simple colmatación.

De la misma manera, los moluscos, y particularmente las náyades, incorporan a estos ecosistemas importantes cantidades de calcio, al que utilizan para la formación de sus conchas. Pero, su posterior movilidad no resulta fácil ya que el carbonato de calcio componente de las valvas, de suyo muy estable, cuenta con la protección del periostraco, frecuentemente con capas adicionales en este tipo de ambiente, en relación con la agresividad de las aguas (Kats 1983), demandando para su disolución un tiempo bastante prolongado. Tal proceso depende de muchos factores vinculados a las variadas características de estos cuerpos de agua (sobre todo en lo que hace a los diversos procesos químicos involucrados), las especies de náyades consideradas, la ubicación de las valvas en los sedimentos, el tamaño del ejemplar, etc. De cualquier modo, aunque la liberación del calcio resulte lenta, la cantidad acumulada (cerca a los 400 kg/ha en el caso de lagunas y madrejones con poblaciones de almejas, similares en su composición a las del madrejón Don Felipe, Prov. de Santa Fe) es muy importante y seguramente ha de trascender de manera significativa —aunque retardada y variable— en el ecosistema, incluyendo los procesos de reciclado.

No obstante, esto no siempre resulta fácil de apreciar tomando en cuenta sus valores absolutos o parámetros relacionados. Quizás en muchos casos, las aguas del río pueden imponer con relativa facilidad sus característi-

cas químicas por infiltración o como consecuencia de conexiones más definidas en considerables fluctuaciones hidrométricas a estos ambientes leníticos de su valle aluvial, enmascarando los procesos que se operan como resultado de las inundaciones anuales propias de su ciclo hidrológico.

Por otra parte, los múltiples limnotopos del valle aluvial constituyen, por lo común, sistemas complejos que reúnen con variado grado de articulación, cuerpos de agua de variadas características. De tal modo, el madrejón Don Felipe, mencionado en relación con su notable población de náyades, no se encuentra enteramente aislado, sino que posee una laguna poco profunda y muy vegetada entre sus brazos, uno de los cuales se conecta con un amplio bañado cubierto de macrofitas, que desagua por un corto canal en el río Santa Fe. Estos ambientes —que prácticamente carecen de náyades— se conectan claramente con el madrejón citado en las crecientes y pueden definir un solo aunque muy irregular espejo de agua. En bajante, tal madrejón se diferencia variadamente del conjunto, pero las conexiones de superficie son frecuentes aunque poco importantes.

En consecuencia, es muy difícil estudiar las características químicas de las aguas en un área determinada del conjunto, particularmente en lo que se refiere al sistema “carbonatos-bicarbonatos-anhidrido carbónico-pH”, en relación con el problema de la circulación del Ca y la descomposición de las valvas de las náyades y otros moluscos.

Otra interesante particularidad de estos moluscos, como la relativa al empleo de peces para su desarrollo y diseminación mediante sus larvas temporalmente parásitas (unas 3/5 semanas), como el *glochidium* o *lasiidium*, parece representar una especial y eficaz adaptación, que probablemente se diera como resultado de una evolución convergente, en dos episodios distintos de invasión de las aguas dulces por los antecesores marinos que originaron las náyades de las familias Unionacea y Mutelacea. Tal adaptación parece responder fundamentalmente a la necesidad de su propagación espacial, sobre todo río arriba, a fin de compensar las pérdidas constantes determinadas por los fenómenos de deriva. Tanto es así, que las larvas parásitas de Hyriinae poco nutrimiento obtienen del pez hospedador y poco difieren en tamaño de las almejas juveniles, o sea de aquellas que han cumplido su período de parasitismo. Es de señalar que también existen especies capaces de desarrollarse directamente, que pueden resultar al parecer muy próximas, como *Diplodon parodizi* y *D. variabilis* (Figs. 1 y 2), donde las diferencias son insignificantes entre los juveniles de origen parasitario de la primera y los derivados de la segunda: presencia de restos de dientes del glochidio y menor abertura de las valvas en *D. parodizi*. Es decir, que *D. variabilis* habría privilegiado más la estrategia de la *K* respecto del nivel particular y característico de Unionacea. Desarrolla así sus embriones en las branquias (prácticamente a nivel de almeja juvenil), con reducción de su número en relación a una igual longitud de la valva, confiando su dispersión a otros factores, unido a una mejor adaptación a los distintos ambientes (Bonetto 1959, 1965, 1973). El extremo de la estrategia

cantidad
de
lasidios

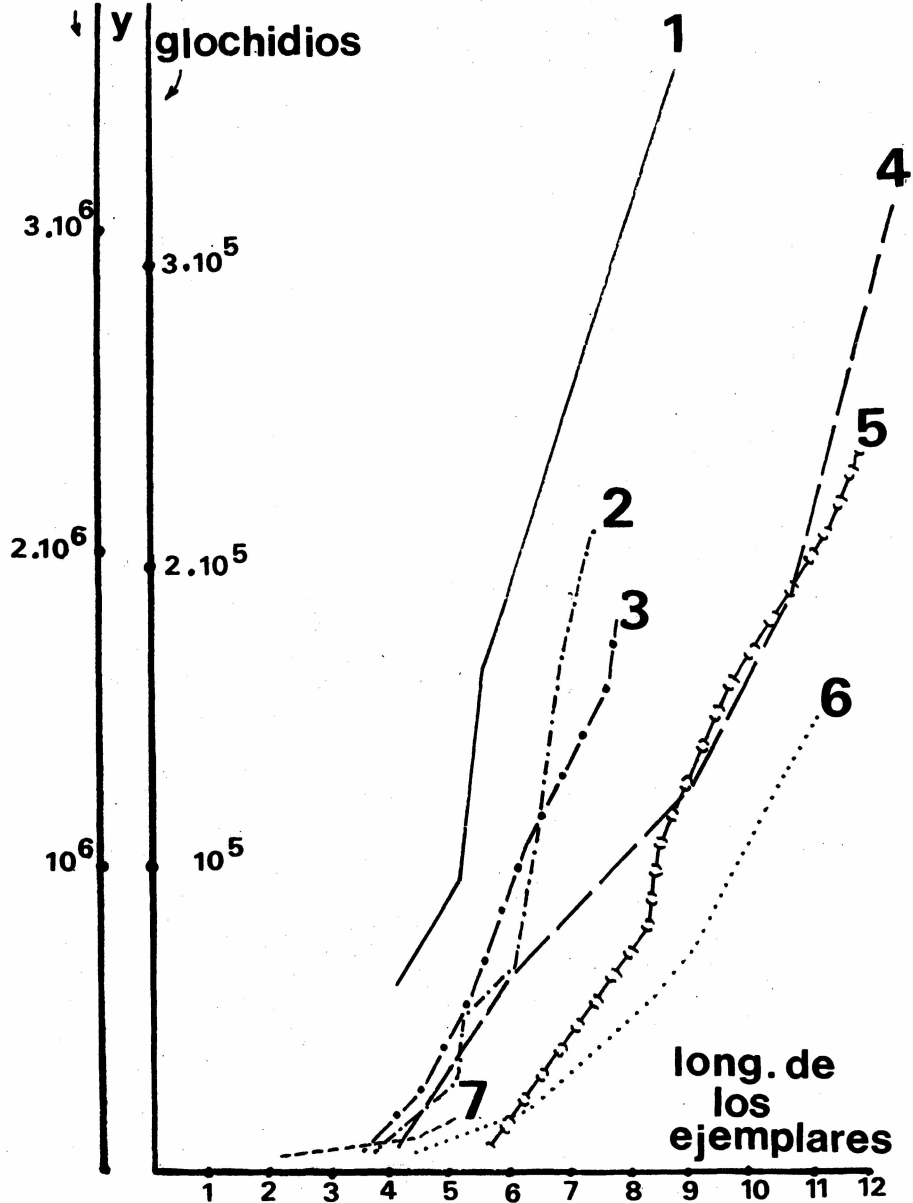


Fig. 1.— Relación entre la longitud de algunas especies de náyades y el número de embriones o juveniles (2, 3 y 7), glochidios (4, 5 y 6) y lasidios (1) contenidos en la marsupia. (Modificado de Bonetto 1959).

1: *Anodontites (Anodontites) trapesialis susannae* (Gray). 2: *Diplodon (Rhipidodonta) variabilis* (Maton). 3: *Diplodon (Rhipidodonta) variabilis* (Maton). 4: *Diplodon (Diplodon) delodontus delodontus* (Lamarck). 5: *Diplodon (Diplodon) parallelopedon* (Lea). 6: *Diplodon (Diplodon) paradizi* Bonetto. 7: *Diplodon (Rhipidodonta) hylaeus* (d'Orbigny).

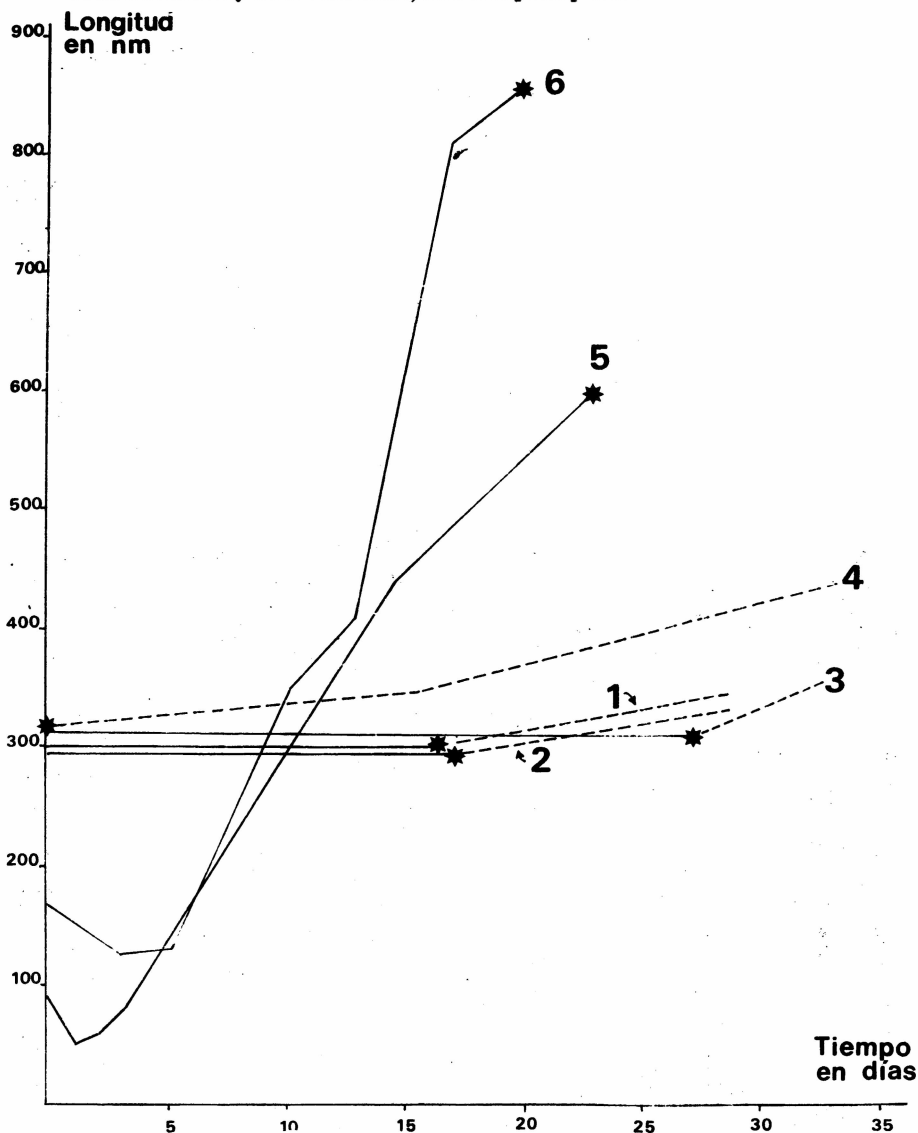


Fig. 2.— Desarrollo de las larvas glochidio y lasidio en diversas especies de náyades parásitas y no parásitas. Se destaca el escaso cambio de tamaño experimentado por los juveniles derivados de las larvas parásitas de Unionacea (1, 2 y 3), al término del período de parasitismo, respecto a las no parásitas de la misma superfamilia (4). Esto contrasta con los juveniles resultantes de la larva lasidio de Mutelacea (5 y 6) que superan notoriamente (previa caída inicial) las dimensiones de tal estadio larval. Estas diferencias sugieren que la finalidad del parasitismo del glochidio de Unionacea responde esencialmente al logro de una apropiada dispersión, en tanto que el lasidio de las especies de Mutelacea, obtienen además un significativo nutrimento del pez que parasitan. El "glochidio" de Unionacea representado por 4 corresponde al juvenil de *Diplodon variabilis*, es decir que ya ha completado su desarrollo en la branquia sin requerir un período parasitario.

1: *Diplodon (Diplodon) parallelipedon* (Lea). 2: *Diplodon (Diplodon) parodizi* Bonetto. 3: *Diplodon (Diplodon) delodontus delodontus* (Lamarck). 4: *Diplodon (Rhipidodonta) variabilis* (Matton). 5: *Anodontites (Anodontites) trapesialis susannae* (Gray). 6: *Mycetopoda legumen* (Martens).

El asterisco indica el momento en que nace la almeja juvenil; la línea interrumpida indica el crecimiento en las primeras etapas de desarrollo como almeja libre.

3 y 5: según datos de Bonetto y Ezcurra 1963 y 1962, respectivamente.

6: según datos de Veitenheimer-Mendes y Dreher Mansur 1978.

1, 2 y 4: según datos propios.

de la r parece corresponderle a los Mutelacea, en tanto que el de la K adquiere su máxima expresión en Sphaeriacea (Sphaeridae y Corbiculidae).

Se ha señalado desde hace tiempo (Coker *et al.* 1921) que esta relación parasitaria implica una remarcable especificidad, por lo menos en Unionacea —lo que parece dudoso en nuestro caso, Bonetto y Ezcurra 1963— y, además, que si bien una muy fuerte invasión de glochidios en los tejidos del pez —sobre todo en las branquias— puede ser perjudicial y hasta mortal, tal proceso les crearía una importante inmunidad respecto a los copépodos parásitos e, incluso, a futuras infestaciones de glochidios de la misma especie.

Todo esto, si bien representa un aspecto muy interesante de la adaptación de las náyades al medio acuático continental, parece estar bastante estudiado, por lo menos en lo que respecta a los Unionacea, de modo que su consideración no sería demasiado importante al tema propuesto. Quizás resulte destacable el hecho de que todas las especies de Unionacea —y probablemente buena parte de Mutelacea— de desarrollo parasitario de los ambientes leníticos que se han estudiado, han logrado una exitosa evolución sobre ejemplares de sábalo (*Prochilodus platensis*). Esto podría relacionarse con la abundancia en tales cuerpos de agua y su típica actividad detritívora que se beneficiaría, a su vez, con el aprovechamiento de los detritos más elaborados derivados de las excretas de las náyades.

En la relación “náyade-peíz” que posibilita la diseminación parasitaria de las larvas de la primera, quizás puedan intervenir sustancias ecocrinas que faciliten la atracción de los peces de modo que los glochidios y lasidios incrementen las posibilidades de su contactación con los hospedadores. Esto vendría a representar un recurso importante en el caso de las especies de Mycetopodidae que, en general, presentan poblaciones aisladas con una densidad bastante más pobre en las lagunas y madrejones del valle aluvial del Paraná. Además, tal recurso resultaría sumamente útil para las especies de *Mycetopoda*, en razón de su confinamiento en los tubos que habitan agrupados en manchones dispersos.

Entre otros aspectos de interés limnológico, cabe recordar que estos animales proporcionan, cuando firmemente establecidos, un sustrato que puede facilitar el asentamiento de una rica biota epigea en las partes emergentes de las valvas, lo que puede alcanzar a veces una especial relevancia, como en el caso eventual de esponjas, de notable porte en relación al tamaño de estas náyades. En general, sus componentes son menos corpulentos, destacándose las colonias de algas, protozoos, rotíferos, briozoos y aun moluscos pequeños como *Littoridina* spp., pudiendo llegar a determinar su aprovechamiento por parte de los peces, como puede inferirse del fuerte raspado longitudinal que frecuentemente se observa en el extremo posterior de las valvas de las almejas, que sería determinado por los dientes de estos presuntos peces. Quizás esto pudiera relacionarse con mecanismos tendientes a facilitar la contactación de los glochidios y lasidios con los peces hospedadores. Otras veces, esta colonización es reemplazada por un proceso de deposición de concreciones de tonos predominantemente fe-

ruginosos y, al parecer, similares a los descritos por Bachmann (1961), que pueden alcanzar 1 a 2 mm, especialmente en el Paraná Superior.

En cuanto a los Sphaeriacea (Corbiculidae y Sphaeriidae) propios de estas aguas, constituyen un conjunto que presenta muchas particularidades anatómicas y funcionales que las diferencian de las náyades. Las principales características diferenciales radican, como es conocido, en su tamaño (moderado en *Neocorbicula* y pequeño —raramente alcanzarían 1 cm— en Sphaeriidae), estructura y consistencia de las valvas, anatomía general y diversos aspectos de su biología, sobre todo en lo que se refiere a su reproducción.

En términos generales, puede expresarse que los representantes locales de estos pelecípodos, prácticamente no han sido objeto de estudios limnológicos, salvo en lo relativo a aspectos bioecológicos referidos a *Neocorbicula* (Ituarte 1982, 1984b; Parodiz y Hennings 1965) o a su participación en la estructura de algunas comunidades del limnobia.

Fuera de las especies de *Neocorbicula*, integrantes de la comunidad bentónica, las de los diversos géneros de Sphaeriacea —al parecer muy limitadas— tienden a participar en este y otros diversos colectivos bióticos del limnobia, conforme a su capacidad para establecerse y prosperar en distintos sustratos, sin perjuicio de efectuar algunos cambios sustanciales por ajuste a las modificaciones del medio. De tal manera *Eupera* posee una glándula bisógena en la parte postero-inferior de su pie, capaz de segregar filamentos adhesivos o biso que la facultan para establecerse eficazmente en la vegetación acuática y aun cambiar fácilmente de posición o sustrato, o pasar a ser bentónica, por la movilidad que le acuerdan los elementos bisógenos que, incluso, le permiten desplazarse por la cara inferior de la película superficial del agua, como integrante del hiponeuston. *Byssanodonta*, que parece poseer una glándula del “byssus” que segrega filamentos menos largos y activos pero más resistentes, prefiere establecerse en sustratos pedregosos, aunque siempre tratando de ubicarse en posición donde se encuentra más al abrigo de corrientes intensas. *Pisidium* a falta de recursos apropiados de fijación se establece en el fondo, participando de la comunidad bentónica, favorecida por un pie de particular aptitud para facilitar sus movimientos en los sedimentos de la cubeta.

Se admite que estos grupos son micrófagos filtradores-sedimentívoros que recogen las partículas orgánicas e inorgánicas contenidas en el agua y en el sustrato del que podrían derivar corrientes de alimentos a la boca mediante la actividad del pie ciliado y, en algunos casos, con la contribución de filamentos bisógenos. En realidad, por lo menos en la cuenca considerada, no se conocen estudios que focalicen tal tema y menos en el contexto de una aportación al conocimiento de su participación en el circuito trófico de las aguas.

Desde luego, el grado de significación de estos moluscos en el concierto de fenómenos ligados al metabolismo de las aguas, resulta insignificante si se los considera aisladamente. Pero, frecuentemente, se presentan en concentraciones de cientos o miles de individuos/m², y entonces la situación

puede revestir cierto grado de importancia, aunque son muy pocos los elementos de juicio de real objetividad que permitan ponderar tal contribución. Desde luego, su papel en tales condiciones parecería ser de considerable significación, dada la energía que puede movilizar tal cantidad de individuos. Sin embargo, no se poseen informaciones acerca de la capacidad de las distintas especies como para mantener tales poblaciones en relativa estabilidad, en el marco de una relación trófica continuada con los organismos con los que interaccionan en el ecosistema, sobre todo en lo concerniente a los peces. Todo esto representa un notorio e importante hiatus en el conocimiento limnológico de estos moluscos, con proyecciones de interés en la limnología regional, incluso en aspectos aplicados.

De tal forma, en ríos donde el bentos resulta típicamente pobre como ocurre en el caso del Paraná, es posible detectar importantes poblaciones de *Pisidium* cfr. *paranensis*, con valores máximos de unos 2.300 ind/m², en transecciones del tramo proximal del Paraná Medio (Bonetto *et al.* 1985/86). Esto representa una biomasa de mucha importancia relativa. Pero, llama la atención la marcada localización espacial y temporal de estas poblaciones, lo que supondría una limitada importancia de estos moluscos como oferta energética, sobre todo para la ictiofauna.

Los mismos, se encuentran tanto en áreas arenosas como fangosas, pero la señalada localización de las poblaciones —aunque éstas pudieran estimarse como de importante extensión sobre el fondo dada la amplitud del área que vienen a cubrir las operaciones de muestreo— crean serias dudas respecto a su producción y permanencia en tales áreas, sugiriendo masivos desplazamientos aguas abajo, probablemente en una deriva amortiguada, con elementos cuya procedencia quizás pueda ubicarse en el río Paraguay o aguas relacionadas. Estos desplazamientos de extensos “manchones” de tales pelecípodos, podrían explicar la irregularidad de su distribución y densidad numérica de sus poblaciones en los resultados de los estudios bentónicos desarrollados en diversos tramos del río, como el Alto Paraná y Paraná Medio.

PELECIPODOS DE LA CUENCA DEL PLATA

Estos moluscos, también llamados Lamelibranquios o Bivalvos, integran tres superfamilias: Unionacea (con las familias Hyriidae y Aetheridae), Mutelacea (familia Mycetopodidae) y Sphaeriacea (con las familias Sphaeriidae y Corbiculidae). Las primeras, Unionacea y Mutelacea, se engloban bajo el nombre corriente de náyades y corresponden a las llamadas almejas nacaríferas. Pero, en realidad, Aetheridae solo parece realmente representada por *Acostea*, una típica “ostra de agua dulce” frecuente en la cuenca del río Magdalena, en Colombia, y de dudosa relación con el resto, en tanto que el otro género de la familia, *Bartlettia* que existiría también en las aguas de la Cuenca del Plata, corresponde a ejemplares de *Anodontites tenebricosa* (= *Anodontites crispatus tenebricosus*), fuertemente distorsio-

nados por desarrollarse en forma incrustante en formaciones toscas (Pain y Woodward 1961, Parodiz y Bonetto 1963, Bonetto 1967, Quintana 1982).

Náyades: Unionácea y Mutelacea

Las náyades —que representan los pelecípodos de mayor biomasa— son estrictamente bentónicas, salvo en la fase de desarrollo larval de casi todas las especies que transcurren como ectoparásitas de peces —durante un corto período de tiempo— que les sirven así a su desarrollo y distribución. Pero la posibilidad de éxito de tal distribución se encuentra fuertemente condicionada por las características de los sitios en que son liberadas las almejas juveniles, entre las que se destacan la velocidad de la corriente y naturaleza de los sedimentos que determinan su capacidad de sustentación y resistencia a la deriva en ambientes lóticos y en los leníticos a las particularidades físicas y químicas en la interfase “agua-sedimentos de fondo”, sobre todo en las áreas más centrales o profundas de lagunas y madrejones, donde influyen negativamente el exceso de materia orgánica particulada y los bajos tenores de oxígeno disuelto. La composición química de las aguas y la concentración de los sólidos suspendidos también juegan un papel de mucha importancia, aunque no siempre fácil de interpretar.

Aunque los niveles de calcio por lo común son moderados a bajos en las aguas consideradas, parecen en general resultar suficientes para sus requerimientos y aun para desarrollar conchas grandes y sólidas (es de repetir que hasta poco eran intensamente explotadas por su nácar, sobre todo en las lagunas y madrejones del valle de inundación del río Paraná); pero, pueden ser bastante susceptibles a las características físicas y químicas de las aguas, a las alteraciones de su calidad, en especial a reducciones relativamente prolongadas en los niveles de oxígeno y a persistentes y elevados incrementos de sólidos suspendidos. De tal manera, sostenidas y relativamente altas concentraciones de sólidos en suspensión, pueden determinar su extinción total en un limnotopo determinado. Cuando se dan las condiciones para su recuperación, lo suelen hacer con importantes cambios estructurales en la taxocenosis (Bonetto 1976).

Contrastando con las investigaciones taxonómicas, resultan muy pocos los estudios relativos a la biología y ecología, sobre todo en lo referido a la productividad de las náyades, pese a la intensa explotación que sustentaran años atrás para abastecer a la industria del nácar. No obstante, no faltan las contribuciones de interés e importancia, así como algunas informaciones relativas a su explotación y producción pesquera de las aguas (Bonetto 1950; Castellanos 1960, 1965), consignándose datos relativos al rendimiento por superficie explotada y/o al esfuerzo de pesca. Estudios más detallados (Bonetto 1959; Bonetto y Ezcurra de Drago 1964; Ezcurra de Drago 1966; Bonetto *et al.* 1970, 1973, entre otros) amplían en grado significativo la información sobre el tema. De tales trabajos se desprende que existe una marcada variabilidad en la abundancia de las náyades de estos

cuerpos de agua, dependiendo de factores difíciles de precisar. De tal modo, a título de ejemplo, puede señalarse que las máximas concentraciones registradas en un grupo de limnotopos de diversas características, correspondientes al valle aluvial del Paraná, en las cercanías de la ciudad de Santa Fe, proporcionaron 69 ind/m² en el madrejón Don Felipe, 21 ind/m² en la laguna La Alcantarilla y 11 ind/m² en la laguna La Pancha, no detectándose náyades vivas en la laguna Los Espejos, en tanto que en el madrejón Flores se dio una "rica fauna de lamelibranquios" no ocurriendo lo mismo en la laguna El Alemán. Los valores proporcionados, como fuera aclarado, se refieren a las máximas concentraciones registradas, resultando el número de ejemplares mucho menor cuando su poblamiento total se hace extensivo a toda la superficie del cuerpo de agua (así, en el madrejón Don Felipe donde se dieron los mayores valores, la concentración máxima total apenas superó los 5 ind/m²), lo que depende de diferencias distribucionales relacionadas con muchos factores, entre los que se destacan los referidos a las características de los sedimentos (Fig. 3).

Seguramente, el número de almejas debe resultar mucho mayor ya que el método aplicado, de colección manual en aguas bajas, dentro de cuadrados de madera y hierro de 1 m², pese a su eficiencia y practicidad, no permitía la obtención de todos los ejemplares existentes en la superficie limitada, sea por la dificultad de localizar los ejemplares en las áreas más profundas, sea por los problemas de detección y captura de los ejemplares pequeños (inferiores a unos 2 cm), por su tendencia a "flotar" con las manipulaciones y así escapar del área muestreada. Es así que la especie de casi total dominancia en el caso comentado del madrejón Don Felipe: *Diplodon variabilis*, en su gran mayoría estuvo compuesta por ejemplares comprendidos entre longitudes de 3,5 y 6,5 cm, con escasa colectas de ejemplares juveniles. Sin embargo, es de recordar que en este madrejón se registraron hasta 100 ind/m² de ejemplares pequeños de *D. variabilis*, (Ezcurra de Drago 1966) en un trabajo relativo a la investigación del bentos de este cuerpo de agua, en el cual se empleó una draga de Ekman-Birge, lo que confirma tal limitación de los muestreos practicados manualmente.

Desde luego, un más apropiado muestreo que procurara obviar todos o la mayor parte de los inconvenientes susceptibles de influir en los resultados de la investigación es muy difícil de lograr, entre otras razones, por los señalados problemas de tamaño de los ejemplares, diferencias de la profundidad en las secciones y limitaciones propias de los variados tipos de dragas o equipos similares para operar en los distintos sedimentos. Por lo común, y al sólo efecto de una orientación preliminar de los trabajos, se emplearon técnicas combinadas, como las que corrientemente son utilizadas en labores de reconocimiento (Starret 1971). Pero, a los fines de obtener mayor practicidad y objetividad, una simplificación como la empleada —cuando las bajantes lo permitían— representó el método más eficaz, por lo menos en las primeras etapas de estos estudios.

De cualquier modo, siempre deja abierta la posibilidad de aplicar métodos complementarios, si se pretende resolver problemas especiales.

ABUNDANCIA (ind./m²) y DISTRIBUCION DE LAS NAYADES EN UNA SECCION DEL MADREJON DON FELIPE, SANTA FE (Según Bonetto *et al.* 1970)

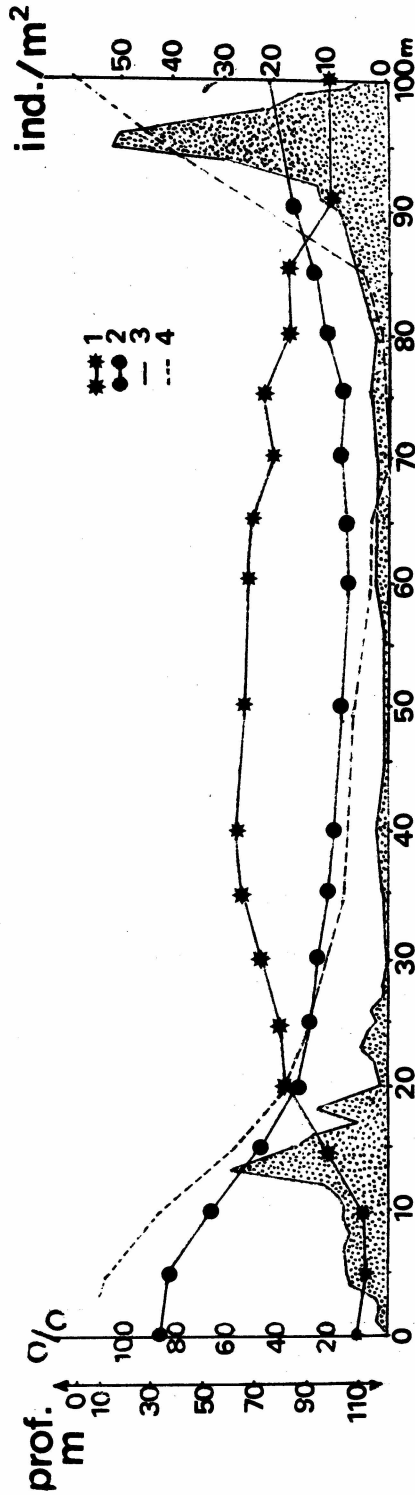


Fig. 3.- Densidad total de las poblaciones de las distintas especies de nayades del madrejón Don Felipe, Santa Fe, en una sección de aproximadamente 100 m, entre ambos márgenes. 1: Porcentaje de materia orgánica en los sedimentos de fondo. 2: Porcentaje de arena (idem). 3: Número de individuos por m² del total de nayades registradas en la sección (ind./m²). 4: Profundidad de las aguas en la sección (prof. m).

Como fuera señalado, la máxima biomasa detectada se obtuvo en este madrejón, con un total de 1.046 kg/ha, cifra que correspondió a cerca de un total de 850.000 ejemplares. Desde luego, las pérdidas de juveniles en las operaciones manuales poco habrán afectado los valores totales de biomasa pero, lógicamente, determinan diferencias sustanciales en los cálculos referidos al número de individuos por unidad de superficie. Esta limitación, entre otros aspectos de interés limnológico, resulta de importancia en razón de que son precisamente estos ejemplares pequeños los que son preferentemente aprovechados por los peces. Registros efectuados en este madrejón y ambientes leníticos y semileníticos relacionados, permitieron detectar con frecuencia una muy elevada cantidad de almejas juveniles (sobre todo de *Diplodon variabilis* y *D. parodizi*) en el tracto digestivo de varias especies de peces, particularmente en *Pimelodus clarias*, que en algunos casos superaron los 50 ejemplares (Bonetto *et al.* 1963).

Desde luego, esta selectividad de tamaño en la ingesta de los peces debe gravitar, también, en las particularidades estructurales de las poblaciones de las especies registradas.

En las aguas lólicas la situación viene a resultar muy distinta, y local y circunstancialmente sumamente variada. El ajuste a las condiciones de deriva propia de los sistemas fluviales, no sólo rige la presencia, abundancia y localización de las náyades, sino que, además, plantea algunas adaptaciones de real interés e importancia. Como consecuencia del arrastre de las aguas, las náyades sólo pueden prosperar en aquellos ríos y arroyos de escasa corriente y donde la naturaleza del fondo permita que ellas se establezcan y movilizan sin problemas, procurando su mejor ubicación. En general, permanecen enterradas oblicuamente unos 2/3 a 3/4 de su longitud en el fondo, sobresaliendo sólo la parte posterior y de manera tal que los sifones estén dirigidos contra la dirección de la corriente, para facilitar la incorporación del alimento.

En los ríos predominantemente arenosos, y con corrientes que superen lo 30 cm/s, resulta difícil encontrar algunos ejemplares, los cuales corresponden casi siempre a productos de deriva. No obstante, en los grandes ríos y aun en aquéllos con aguas vivaces, se las puede registrar a veces en relativa abundancia, siempre que se den cambios, generalmente muy localizados, en la composición del sustrato, o algunos accidentes del fondo, sobre todo pedregales en aguas remansadas, capaces de sustraerlos a la acción de la deriva (Bonetto y Ezcurra 1964; Bonetto y Di Persia 1975). Pero, en fondos cubiertos por densos y continuos mantos de arena, como ocurre en la mitad proximal del Alto Paraná y en el Paraná Medio e Inferior, prácticamente no se registran náyades, salvo en afluentes de aguas calmas o cuando ciertas especies pueden establecerse sobre irregularidades del cauce, constituidas generalmente por lentes de arcilla endurecida. Aún así, esto con frecuencia sólo es posible cuando disponen de órganos especiales de fijación, como el pie muy largo y dilatado en el extremo de las diversas especies de *Mycetopoda*, que viven en tubos excavados en el sustrato. La dilatación del extremo del pie representa un efectivo elemento de fijación y

aun de defensa, que les permite refugiarse en los tubos que habitan por una bastante rápida contracción longitudinal, acompañada de su ensanchamiento distal. Estas especies pueden establecerse como parte de un poblamiento bentónico muy denso y de estructura especial, que se diferencia notoriamente del típico, y aun acompañarse de otras náyades, sobre todo de especies del género *Anodontites*, *Monocondylaea*, *Leila* y *Castalia* (Bonetto y Ezcurra 1964; Bonetto 1976).

El género *Mycetopoda* muchas veces puede llegar a constituir densas poblaciones monoespecíficas aun en sustratos arenosos, siempre que por debajo y a pocos centímetros de profundidad aumente sustancialmente el material pelítico endurecido capaz de acordarle la suficiente resistencia como para un adecuado anclaje del pie. De tal modo, en muchos sectores del corto tramo infundibuliforme que progresivamente va constituyendo la desembocadura de la laguna Setúbal en el río Santa Fe, frente a la ciudad homónima, se registraron en las bajantes, entre los años 1955-70, poblaciones *M. siliquosa* de hasta 12 ind/m² y de 20 ind/m² de *M. soleniformis* (Bonetto y Ezcurra 1962) con máximo registro de esta última de 35 ind/m², integrados generalmente por ejemplares de una o unas pocas clases de talla, aunque en yacimientos que podían cubrir diferencialmente importantes variaciones de tamaño dentro de una misma especie.

Otra posibilidad de desarrollo de diversas especies en aguas lólicas, sobre todo en arroyos y riachos más o menos encajonados, es que las almejas se establezcan localmente en el declive de las márgenes o a favor de oquedades u otros accidentes, donde la corriente es menor y los fondos más resistentes.

Muchas veces pueden darse sucesiones de estas variadas estrategias adaptativas para resistir la deriva, según las especies, como fuera descrito para los diversos tramos que comprende el arroyo Ayuí Grande, afluente del río Uruguay, unos 20 km al norte de Concordia (Bonetto *et al.* 1975).

Llaman particularmente la atención los referidos al aprovechamiento de oquedades en los taludes del arroyo para refugio y desarrollo de ejemplares pequeños (con registros de más de 100 individuos en socavones de 30 cm de lado) y, sobre todo, las notables concentraciones de náyades que se dan en la franja pedregosa costera, cerca de su desembocadura.

En tal punto, donde el reparo del pedregal limitaba sustancialmente los procesos de deriva (sobre todo en la estación de muestreo No. 16), se desarrollaba una densa agrupación de pelecípodos, constituida por unas 8 especies, ocurriendo que la más frecuente de las mismas: *Anodontites crispatus tenebricosa*, llegara a los 50 ind/m², con una biomasa de las partes blandas que en peso húmedo totalizó 1.380 g/m². Es de indicar que el número de ejemplares registrados de las distintas especies (incluyendo *Neocorbicula limosa*) alcanzó un máximo de 132 ind/m², lo que resulta expresivo de la gran densidad de población y, desde luego, la importante biomasa de pelecípodos resultante de las especiales características del sustrato.

Situaciones similares de concentraciones muy elevadas pueden darse en el caso de la desecación progresiva de ciertos ambientes leníticos, donde

las especies existentes se congregan en pequeñas superficies de los sectores más profundos, proporcionando muy altos valores de densidad poblacional, los que no pueden considerarse normales y menos extrapolables a las superficies que ocupan normalmente las aguas.

Entre los años 1950 y 1960 se realizaron desde el Ministerio de Agricultura de la Prov. de Santa Fe, una serie de campañas expeditivas de amplia cobertura, con la finalidad de obtener la mayor información posible acerca de estos moluscos —así como de los gasterópodos— incluyendo datos que orientaran acerca de los posibles factores que determinaban su distribución y abundancia, estableciendo la composición estructural y densidad de población de las más importantes concentraciones. Tales trabajos, que involucraban otros varios propósitos —como los relativos a elucidar diversos aspectos taxonómicos— abarcaron una parte importante de la Cuenca del Plata, incluyendo sus grandes ríos, algunos de sus más importantes afluentes y componentes leníticos, aunque resultaron de escasa intensidad y extensión en los países limítrofes.

Los resultados aportaron mucha información de interés, aunque de muy variado grado de significación, dada la amplitud del área y el carácter expeditivo de los trabajos. De tal modo, y a título de ejemplo, puede expresarse que la mayor parte de los ríos y arroyos de la margen derecha del Paraná Medio e Inferior, así como del Paraguay Inferior, resultaron bastante salobres y afectados con moderada frecuencia por procesos de polución de variada importancia y continuidad, pese a lo cual las náyades y moluscos en general, no fueron escasos.

En los Saladillos de la Prov. de Santa Fe, afectados por una importante aunque muy variada mineralización (en la que se destacan los tipos clorurados-sulfatados sódicos), se encontraron abundantes, aunque un tanto localizadas, concentraciones de Mutelacea, entre los que predominaban *Anodontites* spp. y/o *Mycetopoda* spp. En una laguna relacionada el arroyo Malabrigo, con aguas de considerable dureza, cercana a la localidad de Romang, en la Prov. de Santa Fe, se encontró una densa y variada concentración de náyades que se destacaba, además, por la excelente conservación de los umbones (poco o nada erodados), lo que permitió estudiar en detalle su escultura en varias especies de *Diplodon*, género donde tal carácter es de relevante interés taxonómico.

En la actualidad, es probable que buena parte de tales ríos, arroyos y ambientes relacionados, posean un poblamiento mucho más reducido por la creciente contaminación de sus aguas y otras formas de presión antrópica.

En los afluentes de la margen izquierda del Paraná, por el contrario, la salinidad es baja, pero los fondos resultan predominantemente arenosos (sobre todo en la Prov. de Corrientes) y no permitían desarrollar poblaciones significativas, salvo en sectores muy restringidos, donde pueden darse sustratos con mayor contenido en limo y arcilla. Fundamentalmente, las náyades proceden en este caso de lagunas laterales relacionadas, de donde son derivadas a estos ríos y arroyos por fuertes precipitaciones. Es de inte-

rés destacar que en el extraordinario conjunto de lagunas y esteros del nor-este de la Prov. de Corrientés, prácticamente no se encuentran náyades, en lo que debe influir fundamentalmente su relativo aislamiento, que impide el acceso de los peces migradores, capaces de transportarlas y difundirlas por la vía larval parasitaria. Asimismo, el muy dilatado y complejo sistema de esteros de Iberá no parece presentar actualmente significativas concentraciones de náyades (CECOAL 1981), cuando que en los trabajos comentados, realizados años antes (1950-1960) se registraron en abundancia en las grandes lagunas, destacándose densas poblaciones de *Diplodon parallelipedon*, de moderado tamaño. Es muy posible que tal situación se relacione con el creciente desarrollo de la vegetación palustres y ocupación por "embalsados" de esa dilatada cubeta (Neiff 1977). De tal manera, los peces migradores que accederían a la misma a través del río Corriente, verían actualmente dificultado o impedido su tránsito hacia las lagunas internas, sobre todo las más septentrionales, imposibilitando su colonización por las náyades, mediante el mecanismo de su propagación parasitaria sobre peces (Bonetto *et al.* 1981).

Poco pudo realizarse de interés en las campañas mencionadas y poco, también, parece resultar positivamente conocido sobre el tema en el río Paraguay, aunque existen algunas colecciones de importancia, efectuadas en diversos ambientes leníticos, sobre todo del bajo Paraguay, pareciendo darse una mayor abundancia de Mutelacea respecto a Unionacea, contrariamente a lo que ocurriera en el valle aluvial del Paraná. En el Alto Paraná —en su tramo E-O— se destacaron algunas concentraciones importantes en brazos menores del río y arroyos de escasa extensión que han podido retener considerable material pelítico (como el arroyo Yacaré, Prov. de Corrientes, y el Dayman de la Prov. de Misiones). Aguas arriba, con prescindencia de algunas concentraciones en que predominan individuos pequeños rescatados por las piedras u otros obstáculos de la deriva, las restantes resultaron de escasa importancia, lo que pareció coincidir, en términos generales, con el Paraná Superior.

El río Uruguay y sus afluentes, presentaron, por lo común, un mayor contenido de náyades, por lo menos hasta la Prov. de Misiones, lo que en ciertos cuerpos de agua revistió particular importancia, como en el caso del arroyo Ayuí, del La China, del Tigú y otros menos significativos dentro del territorio argentino.

Dentro del territorio uruguayo, las áreas recorridas e informes recogidos fueron menores, aunque se localizaron algunas importantes cantidades de variadas especies en zonas remansadas, brazos menores y algunos afluentes del río Uruguay, así como en ciertos arroyos que en zonas moderadamente pedregosas limitaban la deriva y posibilitaban la formación de densas concentraciones.

Corresponde señalar que las náyades y, en general, la malacofauna del río Uruguay difiere considerablemente de la del río Paraná, sobre todo en lo referido al eje potámico conformado por el Paraná Inferior-Medio y el

río Paraguay. Los moluscos de este sistema aparecen como más relacionados con el Amazonas, en tanto que en lo relativo al Uruguay el panorama resulta más confuso, aunque presenta afinidades evidentes con el Alto Paraná y Paraná Superior, y ríos costeros de Brasil, por lo menos hasta el San Francisco (Bonetto 1961, 1975; Bonetto y Drago 1968; Bonetto *et al.* 1969).

En el Río de la Plata, y sobre todo en áreas caracterizadas por el mayor incremento del material pelítico, se han extraído importantes colecciones, con notable abundancia de *Diplodon variabilis*. Un caso destacable corresponde a las numerosas y excelentes colecciones efectuadas por el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", en la bajante de diciembre de 1926 (Parodiz, com. pers.). En la situación actual, quizás estos ricos yacimientos de almejas se encuentren sustancialmente afectados por la polución de las aguas, aunque en 1960-61 resultaban abundantes (Ageitos de Castellanos 1965).

Como resultado de todos estos trabajos y del análisis de los factores que parecen tener mayor incidencia en las concentraciones de las náyades, puede concluirse que éstas raramente adquieren importancia en aguas lólicas, sobre todo en los grandes ríos, y aún en ríos menores y arroyos de corrientes superiores a los 30-50 cm/s, según las características del sustrato. No obstante, localmente pueden desarrollarse algunos yacimientos de mucha importancia, en casos especiales, en base a determinadas características del fondo, como la presencia de pedregales que les permiten a las náyades resistir o limitar sustancialmente los procesos de deriva, o amplias áreas que combinan aguas más calmas con sedimentos de una composición granulométrica más equilibrada, como ocurre en el Paraná y Uruguay inferior y Río de la Plata. Por otra parte se estableció que resultaban muy variadas sus posibilidades de prosperar en aguas leníticas, dándose las condiciones más favorables en las lagunas, madrejones y zanjones u otros ambientes similares del valle de inundación del Paraná Medio e Inferior. Estos cuerpos de agua fueron, precisamente, los que prácticamente sustentaron años atrás la intensa explotación de las náyades, con destino a la industria del nácar.

Sphaeriacea

La superfamilia Sphaeriacea, como fuera señalado, comprende a las familias Sphaeriidae y Corbiculidae. Las corbículas de nuestras aguas se encuentran comprendidas en el género *Neocorbicula*, contándose en la Cuenca del Plata con un par de especies *N. limosa* (Maton, 1809) y *N. paranensis* (Orbigny, 1835). La primera posee un tamaño bastante mayor, pudiendo alcanzar los 35 mm en el Río de la Plata (Olazarri 1966), resultando por lo común la más frecuente. Se encuentra generalmente en aguas lólicas

con corriente moderada a baja, con fondos de preferencia areno-limosos en los que se establecen en una posición bastante superficial, probablemente en relación con la granometría del sustrato. Por su parte *N. paranensis*, resulta en general menos frecuente, localizándose en aguas lólicas de escasa velocidad, donde participa en la integración del bentos, fundamentalmente en arenas con variada cantidad de material pelítico, ocupando posiciones bastante superficiales, como señala Olazarri (op. cit.). Fuera del Río de la Plata y el Bajo Uruguay, ambas especies no parecen resultar de mayor importancia, presentando sólo algunas concentraciones esporádicas con una densidad poblacional comparativamente muy baja. Ocasionalmente, sobre todo en el área de desembocadura de sistemas fluvio-lacustres (como en el caso de la laguna Setúbal, frente a la ciudad de Santa Fe) o de algunos riachos y arroyos de aguas ligeramente salobres y fondo predominantemente arenosos, se puede encontrar (como en la margen derecha del Paraná Medio e Inferior) algunas concentraciones de cierta importancia. Olazarri (1966), le acuerda a ambas especies una distribución que, partiendo del Río de la Plata, se extendería al Bajo Uruguay y sus afluentes, en tanto que por el río Paraná lo haría hasta Posadas (Misiones) y por el Paraguay hasta Formosa. Pero, en este río podría extenderse mucho más septentrionalmente, por lo menos en el caso de *N. paranensis*, ya que Quintana (1982) ha tenido oportunidad de examinar material de la bahía de Asunción, existiendo una cita de Paravicini (1894) que la ubica tan septentrionalmente como en el río Apa. En lo relativo al río Paraná, Quintana fija su mayor extensión aguas arriba en el área de Nacunday. Quizás esto implique que tales especies se vean limitadas en este río cuando comienzan los fondos conformados por materiales más gruesos y sean excluidas en los pedregosos propios del Alto Paraná a partir de Corpus aunque se encuentre también en el Paraná Superior (Lange de Morretes 1949). Llama la atención que ocupen una extensión bastante amplia, como la señalada, en relación a lo esporádico de la localización de poblaciones de cierta significación —cuando no el simple hallazgo de algunos ejemplares— fuera del estuario platense y Bajo Uruguay. Es de señalar, por otra parte, que su abundancia resultaba bastante mayor unos 30-40 años atrás en el río Paraná y sus afluentes, considerándose que quizás —entre otras posibilidades— las modificaciones operadas en tal sistema fluvial por las grandes y numerosas obras de embalse pudieran influir en sus condiciones de vida y la actual reducción de la abundancia de estos moluscos, aunque tal posible incidencia no parece fácil de identificar.

De cualquier modo, muy poco es lo conocido respecto a los problemas limnológicos de real interés al tema tratado, si bien es de esperar que la reciente invasión de las especies de *Corbicula*: *C. largillerti* (Philippi) y *C. fluminea* Müller —considerado brevemente más adelante— determine un importante estímulo en el desarrollo de tales investigaciones.

En lo que respecta a la familia Sphaeriidae, sus distintos géneros y especies han sido, en general, muy poco estudiados, particularmente en sus aspectos de mayor interés limnológico.

El género *Pisidium* Pfeiffer de amplia distribución mundial, también posee especies muy comunes en las aguas lóaticas y leníticas del sistema fluvial considerado, encontrándose como un componente muy frecuente del bentos, desarrollándose en sustratos de muy diversas características, los que pueden relacionarse variadamente con la densidad de sus poblaciones.

Como constituyente del bentos de los grandes ríos de llanura como el Paraná Medio, sus especies se establecerían de preferencia en áreas más centrales del cauce (Ezcurra 1980, Marchese 1984), aunque la información no parece ajustarse bien en todos los casos (Bonetto *et al.* 1985/86). En el Alto Paraná, según Varela *et al.* (1983) en fondos típicamente arenosos, *Pisidium* constituyó el único representante de la familia, alcanzando local y circunstancialmente sólo concentraciones de moderada significación, con un máximo de 125 ind/m². Pero, aguas abajo de la sección Corrientes-Resistencia (en las cercanías del área de la confluencia del Paraná con el río Paraguay) la densidad de población resultó mucho mayor, registrándose sobre la margen izquierda hasta 2.300 ind/m² (Bonetto *et al.* 1985/86), lo que representa una biomasa comparativamente muy importante. De tal manera, *Pisidium* sp. y en segundo término *Narapa bonettoi* (un oligoqueto característico del bentos de las aguas del Paraná), representarían claramente el grueso de la oferta energética de la comunidad. Un resultado similar —aunque al parecer no tan evidente— se daría más aguas abajo, en la sección Santa Fe-Paraná (Di Persia 1980, Marchese 1981).

Empero, la diferencia con esta sección, u otras cercanas a la misma, respecto a las más septentrionales estudiadas por Varela *et al.* (1983) y Bonetto *et al.* (1985/86), inducen a suponer situaciones no tan disímiles pero donde los resultados muy probablemente se ven distorsionados por problemas metodológicos.

En lo que respecta a las aguas leníticas del valle de inundación, las informaciones son escasas y bastante dispares y aunque se puedan detectar concentraciones de importancia, resultan en general menores a las de los ambientes lóaticos. Ezcurra de Drago, 1966, señala registros de 470 ind/m² de *Pisidium* sp. (junto con 100 de *Eupera* sp./m²) en el madrejón Don Felipe. Pero, después de eliminarse con una creciente previa cierta excesiva acumulación de macrófitas, *Pisidium* sp. alcanzó a 800 ind/m², sin localizarse al parecer especies de *Eupera*. En otros cuerpos de agua cercanos, pero de distintas características, los resultados fueron menores o tales moluscos no se registraron. La misma autora, 1980, indica que junto a los efemerópteros, *Pisidium* sp. representa la parte más importante de la biomasa bentónica, con tendencia a incrementarse al distanciarse de las orillas (observaciones realizadas en 21 cuerpos de agua, en un estudio prospectivo a lo largo del Paraná Medio).

Esta variabilidad en los resultados de las investigaciones comentadas, así como la detección de densas concentraciones en cuerpos de agua del valle aluvial del Paraná Medio, un tanto someros y de moderada superficie (Bonetto 1954), parecen indicar que se puede dar una gran diferencia en-

tre los distintos ambientes, por factores que favorecen localmente la densidad de sus poblaciones, correspondiéndole seguramente un lugar destacado a la posibilidad de reducir o compensar la depredación que se ejerce sobre ellos, sobre todo por parte de los peces.

Es de señalar también que las especies de *Pisidium* pueden encontrarse y aun constituir poblaciones de tanta o mayor importancia, en aguas con una salinidad que temporalmente puede resultar bastante superior a la de los grandes ríos de la cuenca platense. Así, Ezcurra de Drago (1967) comenta que en la Laguna Paiva (intercalada en el arroyo Aguiar, un afluente de la laguna Setúbal frente a la ciudad de Santa Fe) *Pisidium* sp. fue muy abundante sobre todo en los meses de verano (sólo acompañado por un par de especies de náyades del género *Anodontites*: *A. patagonicus* y *A. trapesia*), y densas concentraciones de gasterópodos entre los que se destacan *Littoridina parchappei* y, sobre todo, *Biomphalaria peregrina*, aun cuando las aguas llegaron a registrar hasta 1.850 mg/l de sólidos disueltos (entre 186 y 1.850 mg/l) y un pH francamente alcalino (entre 7,8 y 11,4 unidades, con promedio de 9,2), según Orellana (1967).

En diversos cuerpos de agua de características similares, así como en los ríos y arroyos relacionados que drenan el NE de la provincia de Santa Fe, en dirección NS (es decir más o menos paralela al Paraná) y que también desaguan en la laguna Setúbal o en áreas próximas, se han detectado en repetidas oportunidades muy importantes concentraciones de *Pisidium* sp., cuya densidad de población en ciertos casos se estima como superior a los 3.500 ind/m². Es de señalar, también, la frecuente presencia de algunas poblaciones relativamente densas de Mutelacea principalmente de los géneros *Anodontites* y *Mycetopoda*.

Al parecer, las frecuentes fluctuaciones de la salinidad entre valores moderados a bajos, con cortos períodos en que se elevan sustancialmente (unas 10 ó mas veces), y donde es frecuente la presencia de un pH bastante alcalino, no parece representar un serio factor limitante para estos pelecípodos (Bonetto 1954). Por su parte, Varela *et al.* 1986, registraron en el río Guaycurú, de la Prov. del Chaco, concentraciones sumamente elevadas de *Pisidium* sp., que superaron los 10.000 ind/m². Los sedimentos de fondo fueron limo-arcillosos y las aguas, con tipología iónica bicarbonatada sódico-cálcica, presentaron una conductividad que osciló entre 350 y 450 μ S/cm, en aguas "bajas" y "altas", respectivamente, aunque es de señalar que en el área estudiada pueden darse valores bastante más altos para los ríos y arroyos cercanos estudiados.

Probablemente, una concentración tan elevada represente el resultado de procesos de deriva y acumulación en sectores favorables, acompañados de una reducida presión depredadora por parte de los peces.

Como fuera señalado, *Eupera* spp. puede participar de diversos colectivos dentro del limnobios y aunque se establece por lo común en las plantas acuáticas —muy frecuentemente en las raíces de *Eichhornia* spp.— puede constituir un componente del bentos, sea por selección de sustrato o

UNIONACEA	<i>Diplodon variabilis</i>	bentónica	valle aluvial Paraná Medio	69 ind/m ² (> 1.000 kg/ha)	Bonetto <i>et al.</i> 1970, 1973
	<i>Diplodon variabilis</i> (juveniles)	bentónica	valle aluvial Paraná Medio	100 ind/m ²	Ezcurrea de Drago 1966
	<i>Mycetopoda</i> spp. <i>Anodontites</i> spp. <i>Monocondylaea</i> sp. <i>Leila</i> sp.	bentónicas, sobre bancos de arcilla endurecida	Ao. Ubajai (Río Paraná) Rincón, Santa Fe	> 50 ind/m ²	Bonetto y Ezcurrea 1964 Bonetto Ms
	<i>Mycetopoda sitiquosa</i>	bentónica, en manchones de arena y arcilla endurecida	Desembocadura Laguna Setúbal Santa Fe	12-35 ind/m ²	Bonetto y Ezcurrea 1962; Bonetto Ms
MUTELACEA	<i>Mycetopoda soleniformis</i>	bentónica, en manchones de arena y arcilla endurecida	Desembocadura Laguna Setúbal Santa Fe	20 ind/m ²	Bonetto y Ezcurrea 1962
	<i>Anodontites crispatus</i> <i>Anodontites trapezeus</i> etc.	bentónicas, en franja pedregosa limitante de la deriva	Ao. Ayuí Grande (Río Uruguay) Concordia F.R.	132 ind/m ²	Bonetto y Di Persia 1975
	<i>Pisidium paransis</i>	bentónica	Río Paraná Medio	2.300 ind/m ²	Bonetto <i>et al.</i> 1985/86
	<i>Pisidium</i> sp.	bentónica	Río Guaycurú, Prov. Chaco afluente del Río Paraná	> 10.000 ind/m ²	Varela <i>et al.</i> 1986
SPHAERIACEA	<i>Eupera platensis</i>	en raíces de <i>Eichhornia</i> sp.	valle aluvial Paraná Medio	380 ind/m ²	Poi de Neiff y Bruquetas 1983
	<i>Eupera</i> sp.	bentónica	Río Guaycurú, Prov. Chaco, afluente del Río Paraná	1.000-10.000 ind/m ²	Varela <i>et al.</i> 1986
	<i>Byssanodonta paransis</i>	adherida a piedras pequeñas	Río Iguazú (márgenes de las cataratas)	> 50 ind/dm ²	Bonetto 1976

Algunos registros de pelecípodos con altas densidades de población en diversas comunidades bióticas de variados limnotopos dentro del sistema hidrográfico del Río de la Plata.

desprendimiento involuntario de la macrofitia, o como simple resultado de procesos de arrastre y deriva.

Poi de Neiff, en diversos trabajos, señala cierta relativa abundancia en distintos sustratos vegetales, abundancia que, obviamente, puede variar de manera sustancial conforme a muchos factores, como los que hacen al desarrollo de la macrofitia, las fluctuaciones estacionales y cambios sucesionales de la vegetación (Neiff y Poi de Neiff 1978). En raíces de camalotales de *Eichhornia crassipes* que cubrían prácticamente la totalidad de la superficie de los madrejones existentes en el valle aluvial del Paraná, en la Prov. del Chaco, se registraron poblaciones de *Eupera* sp. de hasta 380 ind/m² (Poi de Neiff y Bruquetas 1983). En camalotales de tal hidrófita desarrollados en aguas lólicas (sectores remansados de las márgenes del Alto Paraná), también se localizaron poblaciones de *Eupera* sp., aunque en cantidades mucho más reducidas (Poi de Neiff y Neiff 1980). Las especies de *Eichhornia*, en razón de su gran desarrollo radicular, parecen constituirse en las plantas más aptas para conformar densas concentraciones de *Eupera* spp. en aguas leníticas o muy calmas, aunque no se conocen registros que sobrepasen al mencionado anteriormente por Poi de Neiff y Bruquetas (op. cit.). Estudios propios, efectuados sobre *Eichhornia* spp. en el valle aluvial del Paraná a la altura de Santa Fe, entre los años 1955-60, permitieron detectar, siempre en estos camalotales, significativas concentraciones de *Eupera* sp. aunque éstas pocas veces llegaron a superar los 150 ind/m².

Varela *et al.* (1986), encontraron como integrantes del bentos del río Guaycurú, variadas y a veces muy importantes concentraciones de *Eupera* sp. De tal modo, en el río Guaycurú (mencionado anteriormente en relación a la notable abundancia de *Pisidium* sp., y en el que se registraron también náyades y corbículas) las poblaciones de *Eupera* sp. se encontraron con valores comprendidos entre 1.000 y 10.000 ind/m². Esta cantidad sugiere que tales concentraciones representen el resultado de procesos de arrastre desde áreas muy vegetadas, combinada con fenómenos de deriva, en condiciones similares a las mencionadas anteriormente para *Pisidium* sp.

Por lo que hace al género *Byssanodonta*, no parece resultar en general muy abundante, aun dentro de los pedregales que frecuenta. Pero, en sitios rocosos favorables puede desarrollar densas poblaciones, apareciendo los ejemplares más o menos recostados contra la superficie de una piedra y en práctica contactación entre ellos. En correderas del río Iguazú que marginan las cataratas misioneras, Bonetto detectó piedras protegidas de la acción directa de la corriente que, en su parte inferior, presentaban más de 50 ind/dm².

PRINCIPALES RELACIONES TROFICAS ESPECIALMENTE EN LO RELATIVO A LA ICTIOFAUNA

Son muy escasas las informaciones bibliográficas relativas al papel que les cabe a los moluscos en la alimentación de los peces, dentro de la cuen-

ca considerada, lo que llama la atención dada la facilidad para identificarlos —por lo menos a nivel de grandes grupos— entre los componentes de la ingesta, puesto que las valvas son por lo general muy resistentes y resultan poco afectadas por los procesos digestivos. Tal circunstancia, que se acrecienta en las náyades y corbículas en razón de la consistencia de las valvas, sugiere una muy limitada participación de los moluscos en la dieta de la mayor parte de las especies de peces carnívoros de estas aguas. Pero, es de tener presente que los estudios realizados al respecto, siempre aparecen como de alcance muy restringidos, generalmente por estar referidos sólo a determinadas especies, y esto en lo concerniente a algunos cuerpos de agua de escasa o moderada importancia y representatividad en el contexto de la cuenca del Río de la Plata.

Es decir, que estos trabajos y sus resultados, así como las citas relativas a estos aspectos del conocimiento de las náyades y pelecípodos en general, vienen a ser muy pobres y de alcances sumamente limitados. No obstante, no faltan los trabajos y antecedentes de interés e importancia, muchos de los cuales, lamentablemente, aparecen muy dispersos o constan en informes oficiales no publicados o de circulación restringida. De tal manera, si nos remitimos al valle aluvial del Paraná donde estos moluscos son muy abundantes, se pueden localizar no pocas observaciones efectuadas en lagunas y madrejones y otros ambientes leníticos y semileníticos, que vienen a poner de relieve una importante participación de estos y otros moluscos en la alimentación de los peces, entre los que se destacan los pimelodidos: como *Pimelodus clarias*, y en menor proporción *P. albicans*.

En el madrejón Don Felipe (conforme a Bonetto *et al.* 1963), los moluscos llegaron a representar el 18% del total de los macrobentontes ingeridos por *Pimelodus clarias*, con un 14,3 de pelecípodos, integrados sobre todo por *Pisidium paranensis* con juveniles de *Diplodon variabilis* y de *Anodontites trapesialis forbesianus*. Llama la atención el hallazgo de más de 50 ejemplares juveniles de *D. variabilis* en un pez de 14 cm de longitud, lo que indica bien a las claras su marcada actividad depredadora sobre estos moluscos. Es de señalar, que no faltaron los gasterópodos en los componentes de la dieta de *P. clarias*, predominando *Littoridina parchappei* y *Littoridina guaranítica*, acompañados con juveniles de *Ampullaria insularum* y *Biomphalaria peregrina*.

Corresponde indicar que en el caso de los juveniles de *D. variabilis* (así como también en *D. parodizi*) la escultura umbonal y las características generales de la concha joven se encontraban muy bien conservadas, de modo que se los trataba de procurar coleccionándolos en la ingesta de estos peces, para resolver algunos problemas sistemáticos, en los cuales tales detalles adquirirían particular significación (Haas 1930/31; Bonetto 1954, 1965).

Pudo establecerse también, que otros peces de mayor porte —cual es el caso de algunos Doradidae— aprovechan asimismo a náyades de mayores proporciones, si bien tales peces no resultan muy frecuentes en los ambientes leníticos de tal planicie de inundación del Paraná, ubicándose co-

rrientemente en semileníticos o lóticos, sobre todo en períodos de aguas altas. En lo referido a esta preferencia de los Doradidae, es de recordar que d'Orbigny sólo pudo obtener un ejemplar de *Diplodon variabilis* de 60 mm de longitud en el estómago de un "armado", en el Río de la Plata, pez que según lo expresaran los pescadores lugareños, sólo se alimentaría de este tipo de moluscos (d'Orbigny 1847). Asimismo, en el caso de los tipos de *Neocorbicula surinamica* (Clessin) y de *N. colombiensis* Pilsbry —aunque correspondientes a otros ríos de la Subregión Brasileña— fueron colectados en el estómago de peces, el último de los cuales provino de *Doras costatus* (Marshall 1924). Por otra parte, Olazarri (1968) comenta el hallazgo de una importante ingesta de dos especies de *Neocorbicula* en un ejemplar del "armado común" (*Pterodoras granulosus*), que pese a su moderado tamaño (20 cm) contenía en su estómago 32 ejemplares de *N. paranensis* y 2 de *N. limosa*, de buen desarrollo, y 9 menores de 10 mm, a la vez que 42 conchillas embrionales, seguramente separadas por los procesos digestivos de las branquias donde se incubaban. Es de señalar —pese a tratarse de un sistema hidrográfico vecino, perteneciente a la cuenca del Guayba— que Veitenheimer y Mansur (1975) registraron en un ejemplar de "armado común" *Rhinodoras d'orbignyi* (especie también frecuente en nuestras aguas) de 27 cm de longitud, un contenido intestinal compuesto exclusivamente por náyades. Se computó así 1 concha de *Anodontites felix* (= *A. obtusus lucidus*) de 3 cm; 4, de *Diplodon charruanus* de 2 a 3,8 cm; y 14 más jóvenes de *D. delodontus*. Los autores señalan que el pez posee un intestino largo, elástico y una abertura anal excepcionalmente grande, relacionada con las dimensiones de las valvas que debe eliminar, ya que no son digeridas. Estas y otras referencias que se proporcionan más adelante, sumadas a las muchas derivadas de pescadores a los que se atribuye apropiado nivel de información, y a la misma experiencia personal, acreditarían que los Doradidae muestran en su dieta una definida tendencia al consumo de pelecípodos.

En lo relativo a otros peces, Olazarri (1961) señala la presencia —entre diferentes moluscos— de 41 ejemplares juveniles de *Diplodon funebris* (= *Diplodon charruanus* (d'Orb.)) en el contenido estomacal de 10 ejemplares de "anguila común": *Symbranchus marmoratus*. De estas náyades, la mayor poseía 27 mm de largo. También se localizó un ejemplar de *Neocorbicula* sp.

Godoy (1946) menciona haber encontrado tanto en "Lagoa dos Quadros" como en el río Guayba (Rio Grande do Sul, Brasil), que el pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) durante el desove, comprendido entre mayo y julio, evidenciaba presentar un contenido intestinal en que predominaban los moluscos, registrándose ejemplares de *Diplodon* junto con los de *Ampullaria*, *Littoridina* y *Corbicula* (= *Neocorbicula*), resultando más frecuente los dos últimos*. Por su parte, las "rayas", *Potamotrygon* spp. consti-

* Respecto al pejerrey del Río de la Plata, Ageitos de Castellanos (1965) señala haber observado en la ingesta gran abundancia de crías de *Diplodon variabilis*, así como de *Pisidium* y *Littoridina*.

tuirían también activos consumidores de náyades, habiéndose registrado sobre todo abundantes ejemplares pequeños de *Diplodon* (Castello, com. pers.).

Por otra parte, Ringuelet (1942) señala que en la laguna Vitel, de la Prov. de Buenos Aires, *Anodontites* sp. resultaba abundante y participaba en forma muy importante en la alimentación del pejerrey, en tanto que fue reducido en esta laguna el número de *Littoridina*, gasterópodo que en la de Chascomús desempeñaría un papel de similar significación en la dieta de este pez. *Littoridina* sp. y *Biomphalaria* cfr. *peregrina* vendrían a completar la parte más importante de la malacofauna que puede participar en la alimentación del pejerrey en otros limnotopos del país (Bonetto Ms).

Contrariamente, en el caso del "lobito de río" (*Lutra platensis* = *Lontra longicauda*) mutélido conocido por su marcada ictiofagia, el Dr. Gallardo (com. pers.) ha podido observar en el parque "El Palmar de Colón", Prov. de Entre Ríos, que puede depredar activamente en náyades del género *Diplodon*, llegando a conformar montículos de conchas muertas, que se destacan por presentar sólo un margen afectado, probablemente durante la operación de forzar la abertura de las valvas.

Es de señalar, además, que las náyades pueden determinar una importante transferencia energética hacia las áreas terrestres adyacentes a los cuerpos de agua que habitan, el que es realizado por varios depredadores y particularmente por las aves acuáticas (sobre todo en condiciones de aguas bajas o en proceso de desecación) que las atrapan para llevarlas a la costa, donde las devoran generalmente tras romper con su pico los márgenes más débiles de la concha. Bonetto (1950) consigna que solamente en algunas lagunas de la isla "Lós Curupices", contenida en el valle aluvial del Paraná Medio, en las proximidades a la ciudad de Santa Fe, se recolectaron durante el año 1949/50, de tres a cuatro quintales de valvas de almejas nacaríferas, sobre todo *Diplodon burroughianus* (= *Diplodon variabilis*) y *Diplodon parallelipedon*, devoradas por estas aves*.

En lo referente al tema, resulta de interés considerar las notables consecuencias derivadas de la introducción, al parecer accidental, de un par de pelecípodos del género *Corbicula* en las aguas del Río de la Plata, determinando algunas modificaciones importantes en las pesquerías, que están siendo objeto de estudio por parte de grupos de investigación del país (INIDEP) y de la República Oriental del Uruguay (INAPE), en relación a las Comisiones Administradoras del Río Uruguay (CARU) y del Río de la Plata (CARP).

Los primeros hallazgos documentados de su presencia en aguas argentinas datan de 1979 (Ituarte 1981). Este autor las identifica tentativamente como *Corbicula largillierii* (Philippi) y *Corbicula fluminea* Müller, dadas las grandes dificultades resultantes de las múltiples especies descritas que, en la gran mayoría de los casos, corresponden sólo a variaciones originadas

* Especialmente el carau (*Aramus guarauna*), también señalado por Veitenheimer-Mendes y Dreher Mansur (1978) como activo depredador de *Mycetopoda legumen*.

por un crecimiento alométrico particular o corresponden a ecofenotipos resultantes de sus ajustes a las características del biotopo, acentuadas por su carácter de invasoras y establecidas en aguas de influencia estuarial (Ituarte op. cit.). Destaca, además, la rápida dispersión de las mismas por el litoral arenoso del estuario, como resultado de su notable adaptación a estos nuevos ambientes, particularmente en lo referido a *C. fluminea*, cuya aparición fuera registrada en 1982 (Ituarte 1985) en Punta Atalaya, donde antes se localizara la otra especie foránea.

La expansión territorial de *C. fluminea* ha continuado rápidamente, alcanzando los tramos distales del Paraná y Bajo Uruguay, en virtud de un notable potencial biótico —particularmente reproductivo— y su fácil adaptación a las variables condiciones locales. Una situación similar ha sido señalada por Olazarri para la Rep. Oriental del Uruguay (1986), en tanto que Veitenheimer-Mendes (1981) menciona la presencia de *C. manilensis* (= *C. fluminea*) en los ríos JacuÍ y GuaÍba, en Rio Grande do Sul, Brasil, ubicando su aparición, como Olazarri, aproximadamente en la década de 1970. Sin embargo, en la actualidad tal distribución se ha ampliado notablemente, penetrando rápida y profundamente en los grandes ríos de la Cuenca del Plata, como el Paraná y el Uruguay, con registros de estas especies invasoras en la isla Barranqueras (Prov. del Chaco), en los inicios del Paraná Medio, y en ItatÍ (Prov. de Corrientes), a unos 50 km aguas arriba de la confluencia del Alto Paraná con el río Paraguay (Ituarte, com. pers. 1988). En el río Uruguay se advierte un hecho semejante, habiéndose establecido la presencia en Santo Tomé (Prov. de Corrientes) de *Corbicula largillierti* (Ituarte, com. pers. 1988). Aunque tan rápida expansión territorial podría relacionarse con factores fortuitos similares a los que determinaron su llegada a la Cuenca del Plata, es más posible que represente el resultado de la notable capacidad de propagación de estas especies invasoras, lo que significaría que han podido salvar con éxito y en corto tiempo los distintos condicionamientos limnológicos impuestos por las características de los tramos recorridos. Esto implicaría que de poder adaptarse a las arenas móviles que conforman las dunas propias del fondo del Paraná, en la mayor parte de su recorrido en el país, representarían un aporte de mucha importancia a la producción pesquera de este río —así como del Uruguay— conforme a los estudios efectuados respecto a la influencia de estas corbículas en las pesquerías en sus tramos distales y en el área estuarial. Desde luego, tal propagación, que prácticamente puede considerarse se ha extendido a todos los tramos de fondos no rocosos de ambos ríos, probablemente no dejará de tener implicancias ecológicas negativas, como las señaladas por McMahon (1983).

Si bien no se conocen referencias concretas acerca de la densidad de población de estos moluscos en las aguas citadas, todos los datos concuerdan en indicar que, allí donde se los encuentra, resultan muy abundantes (sobre todo *C. fluminea*), superando fácilmente la numerosidad registrada por las especies autóctonas de *Neocorbicula*. En tal sentido, McMahon (1983) señala que esta especie —también invasora en USA— presenta poblaciones

donde una densidad de 1.000 ind/m² no resulta infrecuente, y destaca aún registros aislados 10 a 100 veces superiores. Es así comprensible que la presencia de la especie en nuestras aguas resulte de mucho interés limnológico, particularmente en los aspectos aplicados, por su incidencia muy favorable en las pesquerías, aunque eventualmente pueda constituir una fuente real o potencial de trastornos y molestias, como los riesgos de ocluir cañerías o deparar problemas similares.

Pero, dejando de lado estos aspectos que, en general, han sido bastante estudiados en otras regiones del mundo, también invadidas, corresponde destacar su importante papel en lo relativo a la alimentación de los peces y, por ende, su influencia en la producción pesquera, dentro de las aguas de los ríos mencionados.

De tal manera, Amestoy *et al.* 1988, señalan que la presencia de *Corbicula* sp. resulta muy frecuente en el contenido estomacal del "armado" (*Pterodores granulatus*) tanto en el Río de la Plata como en el área invadida del río Uruguay. Asimismo, Fabiano y Amestoy, 1988, destacan la importancia de *Corbicula* sp. en la alimentación de la "boga" (*Leporinus obtusidens*), del "bagre chancho" (*Iheringichthys westermanni*), "amarillo" (*Pimelodus clarias*), "moncholo" (*P. albicans*), "armado" (*Oxydoras knerii*) y, sobre todo, del "armado común" (*P. granulatus*), donde la ingesta de tal molusco podría comprender una parte sustancial del peso del pez, sugiriéndose su empleo como muestreador de los mismos.

Si bien la boga (*Leporinus obtusidens*) es conocida como un pez que puede incluir en su dieta cierta cantidad de moluscos, no parece depender en grado significativo de tal alimento. No obstante, en la actualidad, la disponibilidad de esta abundante biomasa de *Corbicula*, ha inclinado notoriamente sus hábitos alimentarios en esta dirección, posibilitando una pesca prácticamente continuada de la especie en el Bajo Uruguay.

Un ejemplo similar se da en el caso de la "corvina negra" (*Pogonias chromis*), la que habría incrementado notoriamente su penetración en el estuario platense, con las consiguientes implicancias pesqueras (Ituarte, com. pers.).

CONSIDERACIONES FINALES

Las investigaciones limnológicas relativas a los moluscos pelecípodos se encuentran escasamente desarrolladas en las aguas de la Cuenca del Plata, pese a ser una de las que cuenta con mayores contribuciones científicas al respecto en el marco de América Neotrópica. Quizás sea lícito expresar que salvo contados casos, tales estudios limnológicos encuentran su principal fundamento en la solución de algunos de los arduos problemas sistemáticos que plantean estos moluscos y concitan el mayor interés de los investigadores.

De cualquier modo, se han experimentado no pocos avances particularmente en lo referido a su participación en la estructura de diversas comunidades bióticas y en las estimaciones directas o indirectas de biomasa que,

es de suponer, pueden contribuir sustancialmente a orientar los estudios sobre todo en lo referido a su aporte a la alimentación de los peces y a la sustentación de la productividad pesquera en el sistema hidrográfico considerado.

Sin embargo, como resulta fácil apreciar, los elementos de juicio proporcionados no permiten extraer aún mayores conclusiones al respecto. Los datos son en gran parte puntuales y sólo reflejan el interés del observador ante hallazgos ocasionales de ciertas especies en la ingesta íctica. Por otra parte, los estudios relativos a la alimentación natural de los peces que pueden ser de utilidad al tema, son bastante limitados en nuestro medio, y recién en los últimos años han adquirido una intensidad y continuidad apropiada, aun cuando, por lo común, no alcanzan a cubrir en su tratativa todos los aspectos necesarios como para llegar a resultados de suficiente objetividad en la consideración de sus relaciones tróficas, en el marco de un razonable conocimiento del metabolismo general de las aguas. En sus lineamientos más simples, estos estudios se limitan a registrar la ingesta de todos o parte de los peces capturados en un determinado punto, pero donde no se contempla si en las aguas en que fueran obtenidos se encuentran estos moluscos —u otros posibles componentes de interés de la ingesta— y, de ser así, en qué importancia relativa. Otras veces las investigaciones focalizan la dieta de una determinada especie en un limnotopo dado sobre un número variado de muestras, o a lo largo de un cierto período. Pero, generalmente se limitan al análisis de la composición de la dieta y la evaluación de sus componentes —a veces teniendo en cuenta la edad o talla de los peces muestreados— prestando escasa o ninguna atención a su contribución energética, a la oferta energética existente, así como a la organización de las redes tróficas. Por otra parte, pueden presentarse considerables variaciones a lo largo del tiempo, difíciles de explicar dada la falta de suficiente continuidad de los trabajos, que probablemente se relacionen con sustanciales cambios del alimento disponible por presión de consumo.

De cualquier manera, los antecedentes disponibles vienen a indicar que el número de especies de peces que se alimentan de preferencia de estos moluscos, sería bastante limitado, si bien esto dependería fundamentalmente de la disponibilidad actual y potencial del recurso energético que pueden brindar. Aunque seguramente los pelecípodos representan un alimento que puede resultar de importancia en ciertas especies de peces (sobre todo "frecuentadores del fondo" como Potamotrigonidae, Doradidae, Pimelodidae, Symbranchidae y otros variados "micro-mesoanimalívoros" más ubícuos, entre los que puede contarse ocasionalmente el pejerrey), su aprovechamiento está condicionado por no pocos factores, entre los que cabe contar la relación entre el tamaño y otras características del molusco y del pez, y su variación en función de la edad y el crecimiento. Los Sphaeriacea pueden ser consumidos prácticamente por todos los peces de corta edad, generalmente a partir de unos 10-15 cm de longitud, incluyendo especies de *Neocorbicula* y las actuales corbículas invasoras. Pero, las

náyades que superen los 4-5 cm sólo parecen ser escasamente aprovechadas y por ejemplares de una talla de relativa importancia.

En lo que respecta a la posibilidad de los pelecípodos de sustentar determinadas poblaciones de peces en ciertos limnotopos, esto resulta muy variable y difícil de estimar, dependiendo fundamentalmente de la especie, su productividad en tal cuerpo de agua y la presión de consumo. Un punto de partida para desarrollar estas investigaciones puede estar dado por el interés despertado en la mencionada invasión masiva de corbículas foráneas, particularmente *C. fluminea*, con su prevista importante incidencia en la productividad pesquera.

En tal sentido, es de tener en cuenta que los factores que posibilitan esta rápida y notable expansión de *C. fluminea*, no sólo se relacionan con los aspectos reproductivos. De tal modo, si bien es mucho más prolífica que los restantes Sphaeriidae (donde la fecundidad oscilaría entre 6-136 juveniles producidos anualmente, Avolizi 1971, 1976; Hornbach *et al.* 1980) por originar en promedio anual más de 60.000 juveniles muy pequeños (0,15-0,25 mm), según Aldridge 1976, se cuenta entre los Unionacea neotropicales con un considerable número de especies de desarrollo directo, una de las cuales, *Diplodon variabilis* resulta muy común en la Cuenca del Plata (sobre todo en el valle aluvial del Paraná Medio e Inferior y Río de la Plata). En esta especie el número de juveniles (de unos 0,32 mm de longitud, o sea más grande que los de *C. fluminea*) producidos anualmente oscila entre unos 5.000 (en un ejemplar de unos 4 cm de longitud) y 150.000 (al alcanzar los 11-12 cm de longitud). Además, *D. variabilis* posee una gran capacidad adaptativa que le permite desarrollarse —aunque con variado éxito y no pocas limitaciones— en limnotopos de muy distintas características (Bonetto 1959, 1965).

El éxito de la rápida propagación de *C. fluminea* en los países invadidos (cual es el caso de USA donde este fenómeno ha sido intensamente estudiado), responde a una serie de factores anatómicos, bioenergéticos y ecológicos muy favorables, donde son de destacar, además de su elevado potencial reproductivo, una muy alta eficiencia de crecimiento, una alta eficiencia neta de producción y un ciclo de vida relativamente corto (McMahon 1983). Además, debe considerarse que si bien esta corbícula posee una gran capacidad para colonizar nuevos ambientes acuáticos y expandirse rápidamente, no parece resultar competitiva con las especies de pelecípodos locales (en el caso de USA), salvo que tales ecosistemas se hayan visto sustancialmente modificados, afectando sus propias especies. Es decir, que la rápida propagación de *C. fluminea* en USA se habría efectuado aprovechando un "nicho" desocupado, el que correspondería a sustratos arenosos inestables, en ambientes lóticos de considerable velocidad de corriente y poca profundidad, aunque puede establecerse en aguas leníticas y limnotopos muy poco explorados por estos moluscos. En tal sentido, cabe recordar que posee un pie musculoso y comparativamente muy voluminoso, que representa un órgano muy apropiado para enterrarse y movilizarse en estas arenas inestables (McMahon *op. cit.*).

Todo esto sugiere la posibilidad de una fácil adaptación a los amplios sectores de fondos arenosos bajos que rodean las islas y bancos del Paraná y otros ríos del sistema cuya fauna bentónica, como fuera señalado, es muy pobre, y donde probablemente podrá desarrollar importantes poblaciones que representarán un valioso aporte energético a la producción pesquera.

Corresponde, en consecuencia, ampliar el espectro de los estudios considerados y desarrollar los programas de investigaciones del caso para ahondar en el conocimiento de estos procesos en nuestras aguas, sus repercusiones limnológicas y su influencia en la producción pesquera, tratando de cubrir todos los aspectos involucrados, incluyendo sus posibles efectos negativos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores destacan su reconocimiento al Dr. José María Gallardo, al Dr. Cristian Ituarte y al Lic. Alberto Espinach Ros, por la muy valiosa colaboración prestada en el desarrollo de diversos aspectos del trabajo, así como a la Lic. Irene Wais por su contribución en la elaboración del mismo y a la Dra. Alicia Escalante por sus aportaciones bibliográficas.

BIBLIOGRAFIA

- AGEITOS DE CASTELLANOS, Z. J. 1960. Almejas nacaríferas de la República Argentina. Género *Diplodon* (Moll. Mutélidos). Secr. Estado Agr. y Ganadería. Dir. Gral. Pesca y Conserv. Fauna. Buenos Aires. Miscelánea 421. 40 págs.
- 1965. Contribución al estudio biológico de almejas nacaríferas del Río de la Plata. *Rev. Mus. La Plata* 8 (60): 99-147.
- ALDRIDGE, D. W. 1976. Grow, reproduction and bioenergetics in a natural population of the Asiatic freshwater clam, *Corbicula manilensis* Philippi. Master's Thesis, University of Texas at Arlington.
- AMESTOY, F.; FABIANO, G.; MESTRE, J. y ELGUE, J. C. 1988. Contribución al estudio de *Pterodoros granulosus* (Valenciennes, 1833) Bleeker, 1862, en el Río de la Plata medio e interior y el río Uruguay inferior. V Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados. Montevideo, Uruguay. Resúmenes: 32.
- AVOLIZI, R. J. 1971. Biomass turnover in natural population of viviparous sphaeriid clams: Interspecific and intraspecific comparisons of growth, fecundity, mortality, and biomass production. Ph. D. Dissertation, Syracuse University, Syracuse, New York (*Diss. Abstr.* 33, 1918-B).
- 1976. Biomass turnover in populations of viviparous sphaeriid clams: Comparisons of growth, fecundity, mortality and biomass production. *Hydrobiologia* 51:163-180.
- BACHMANN, A. O. 1960. Apuntes para una hidrobiología argentina. II. *Ampullaria insularum* Orb. y *A. canaliculata* Lam. (Moll. Prosobr. Ampullariidae). Observaciones biológicas y ecológicas. En: Congreso Latinoamericana de Zoología, La Plata 1 (1, Ecología): 19-26.
- 1961. Incrustaciones negras en aguas del delta del Paraná. Composición y origen. *Physis* 21 (62): 328-331.
- BAKER, Frank Collins. 1916. The relation of mollusks to fish in Oneida Lake. The New York State College of Forestry at Syracuse University. Technical Publication N° 4, v. 16 (21): 1-366.

- BERTOLDI DE POMAR, H.; COPES, C.; EZCURRA DE DRAGO, I. y MARCHESE, M. 1986. Características limnológicas del río Paraná y sus principales tributarios en el tramo Goya-Diamante. Los sedimentos de fondo y su fauna. *Rev. Asoc. Ciencias Nat. del Litoral* 17 (1): 79-97.
- BONETTO, A. A. 1950. Las almejas productoras de nácar. Problemas relacionados con su explotación. Notas preliminares sobre su biología. Dpto. Gral. Industria, Comercio y Abastecimiento. Div. Caza, Pesca y Piscicultura. Santa Fe. 60 págs. 5 láms.
- 1954a. Náyades del río Paraná. El género *Diplodon* en el biotopo isleño del Paraná Medio e Inferior. Secr. Agr. Gan. e Industrias. Publ. Téc. 62. 60 págs.
- 1954b. Informe técnico sobre la malacofauna de interés aplicado en el Paraná Medio. Jefe Dpto. de Biología Animal, Parasitología y Zooecología de la Secr. de Agricultura, Ganadería e Industrias de la Prov. de Santa Fe. 34 págs.
- 1959. Algunas consideraciones sobre distintos problemas vinculados a la explotación de las almejas nacaríferas. Congr. Interprov. Conserv. Recursos Naturales Renovables, La Plata. 45-55.
- 1960. Contribución al conocimiento de las glochidias del género *Diplodon* y su aplicación a los estudios sistemáticos. 1er. Congr. Zool. II: 43-59.
- 1961. Acerca de la distribución geográfica de las náyades en la República Argentina. Ses. Cient. Zool., Tucumán. *Physis* 63: 259-268.
- 1962. Especie del género *Mycetopoda* en el sistema hidrográfico del Río de la Plata. *Mus. Arg. Cien. Nat. "B. Rivadavia" Zool.* 8 (14): 173-182.
- 1965a. Las especies del género *Diplodon* en el sistema hidrográfico del Río de la Plata. II Congr. Latinoam. Zool. II: 37-54.
- 1965b. Las almejas sudamericanas de la tribu Castaliini. *Physis* 25 (69): 187-196.
- 1966. Especie de la subfamilia Monocondylaeinae en las aguas del sistema del Río de la Plata. *Arch. Moll.* 95 (1/2): 3-14.
- 1967a. El género *Anodontites* Bruguiere (Mollusca, Pelecypoda) en el sistema hidrográfico del Plata. *Physis* 26 (73): 459-467.
- 1967b. La superfamilia Unionacea en la cuenca amazónica. Simposio Biota Amazónica, Brasil. 3: 63-82.
- 1973. Estudio revisivo de las colecciones de náyades de d'Orbigny existentes en el Museo Británico. *Soc. Científica Argentina Filial Santa Fe* 1: 17-25.
- 1975. Hydrologic regime of the Paraná River and its influence on ecosystems. En: Hasler A. D. (Ed.): *Coupling of Land and Water Systems*. Springer Verlag, New York. 175-197.
- 1976. *Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico*. Dir. Nac. Constr. Port. y Vías Navegables. INCYTH, PNUD, ONU. 202 págs. 41 lám.
- 1986. The Paraná River system. En: B. R. Davies y K. F. Walker (Eds.): *The ecology of River Systems*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: 541-571.
- 1988. Aspectos limnológicos de los gasterópodos paranenses y su participación en las redes tróficas. (Ms).
- BONETTO, A. A. y EZCURRA, I. 1962a. El desarrollo del *lasidium* de *Anodontites forbesianus* (Lea) (Moll. Lamell.). *Physis* 23 (65): 195-203.
- 1962b. Contribución al conocimiento limnológico de la laguna Setúbal (Fauna de fondo: Porifera y Mollusca). *Mus. Prov. Cien. Nat. "F. Ameghino"* 1 (3): 19-28.
- 1963. Notas malacológicas. I. *Physis* 24 (67): 17-21.
- 1964. La fauna bentónica de algunas aguas rápidas del Paraná Medio. *Physis* 24 (68): 311-316.
- BONETTO, A. A. y DI PERSIA, D. H. 1975. Las poblaciones de pelecípodos del arroyo Ayuí Grande (Prov. Entre Ríos) y los factores que regulan su distribución y estructura. *Ecosur* 2 (3): 123-151.
- BONETTO, A. A. y DRAGO, E. 1968. Consideraciones faunísticas en torno a la delimitación de los tramos superiores del río Paraná. *Physis* 27 (75): 437-444.
- BONETTO, A. A. y TASSARA, M. P. 1987. Contribución al conocimiento de dos náyades sudamericanas. *Rev. Mus. Arg. Cien. Nat. "B. Rivadavia" Zool.* 14 (11): 163-170.
- BONETTO, A. A. y WAIS, I. 1987. Consideraciones sobre la incidencia del valle aluvial del río Paraná en la productividad biológica de sus aguas. *Rev. Mus. Arg. Cien. Nat. "B. Rivadavia", Hidrología*, 6 (8): 53-59.
- BONETTO, A. A.; PIGNALBERI, C. y CORDIVIOLA, E. 1963. Ecología alimentaria del "amarillo" y "moncholo", *Pimelodus clarias* (Bloch) y *P. albicans* (Valenciennes) (Pisces, Pimelodidae). *Physis* 24 (67): 87-94.
- BONETTO, A. A.; DIONI, W. y PIGNALBERI, C. 1969. Limnological investigations on biotic

- communities in the Middle Paraná River Valley. Proceeding of XVII International Congress of Limnology in Israel 1968. *Verein. Limnol. Stuttgar.* 17: 1035-1050.
- BONETTO, A. A.; EZCURRA DE DRAGO, I.; GAJECIA M. O. y DI PERSIA, D. H. 1970. Estructura y distribución del complejo bentónico en algunas cuencas leníticas del Paraná Medio. *Acta Zoológica Lilloana* 27: 63-100.
- BONETTO, A. A.; DI PERSIA, D. H. y ROLDAN, D. O. 1973. Distribución de almejas (Unionacea y Mutelacea) en algunas cuencas leníticas del Paraná Medio. *Rev. Asoc. Cien. Nat. Lit.* 4: 105-127.
- BONETTO, A. A.; CORRALES, M. A.; VARELA, M. E.; RIVERO, M. M.; BONETTO, C. A.; VALLEJOS, R. E. y ZALAKAR, Y. 1978. II. Lagunas Totoras y González. *Ecosur* 5 (9): 17-55.
- BONETTO, A. A.; NEIFF, J. J.; POI DE NEIFF, A.; VARELA, M. E.; CORRALES, M. A. y ZALAKAR, Y. 1978. III. Laguna La Brava. *Ecosur* 5 (9): 57-84.
- BONETTO, A. A.; ROLDAN, D. O. y CANON VERON, M. 1981. Algunos aspectos estructurales y ecológicos de la ictiofauna del sistema de Iberá (Corrientes, Argentina). *Ecosur* 8 (15): 79-89.
- BONETTO, A. A.; VARELA, M. E. y BECHARA, J. 1985/86. El bentos del Paraná Medio en el tramo Corrientes-Esquina. *Ecosur* 12/13 (23/24): 37-57.
- BOSCHI, E.E. y FUSTER DE PLAZA, M. L. 1959. Estudio biológico pesquero del pejerrey del Embalse del Río III (*Basilichthys bonariensis*), con una contribución al conocimiento limnológico del ambiente. Secr. Agr. y Gan. Dep. Inv. Pesqueras 8, 61 págs.
- BURKY, A. J. 1983. Physiological Ecology of freshwater Bivalves. En: *The Molluska*, 6, Ecology. Academic Press, Inc. 281-317.
- CABRERA, S. E. 1960. La alimentación natural del pejerrey del Río de la Plata. Atherinidae: *Basilichthys bonariensis* (Cuv. et Val.). Primer Congr. Sudamer. de Zoología. Tomo I: 27-35.
- CARCELLES, A. 1940. *Bartlettia stefanensis* (Moricand) en el Paraguay. *Notas Museo La Plata*. Tomo V, Zoología 40: 217-225.
- CAZZANIGA, N. J. 1981. Evaluación preliminar de un gasterópodo para el control biológico de malezas acuáticas sumergidas. En: C.I.C., II Reunión sobre Malezas Subacuáticas en Canales de Desagüe de CORFO, La Plata. 131-165.
- CAZZANIGA, N. J. y ESTEBENET, A. 1984. Revisión y notas sobre los hábitos alimentarios de los Ampullariidae (Gastropoda). *Historia Natural*, 4 (22): 213-224.
- CECOAL 1981. Investigaciones ecológicas en el macrosistema Iberá. Informe Final. Vol. 1-2 (Inédito).
- COKER, R. E.; SHIRA, A. F.; WALTON CLARK, H. y HOWARD, A. D. 1921. Natural History and propagation of fresh-water mussels. *Bull. Bureau of Fisheries* 37: 77-181.
- DAVIES, B. R. y WALKER, K. F. (Eds.). 1986. *The Ecology of river systems*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 791 págs.
- DEMIAN, E.S. 1965. The respiratory system and the mechanism of respiration in *Marisa cornuarietis* (L.). *Arkiv för Zoologi*, ser. 2, 17: 539-560.
- DI PERSIA, D. H. 1980a. El potamobentos de algunos ambientes lóticos en el área de la futura presa del Paraná Medio (Comunicación preliminar). *Hist. Nat.* 1 (27): 185-192.
- 1980b. Aportes a la oligoquetofauna acuática y terrestre de la provincia de Entre Ríos. *Hist. Nat.* 1 (12): 77-83.
- 1986. Zoobenthos of the Paraná system. En: B. R. Davies y K.F. Walker (Eds.): *The Ecology of River Systems*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: 589-598.
- DI PERSIA, D. H. y OLAZARRI, J. 1986. Zoobenthos of the Uruguay system. En: B. R. Davies y K. F. Walker (Eds.): *The Ecology of River Systems*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: 623-629.
- d'ORBIGNY, A. 1947. *Voyage dans l'Amérique Méridionale*. Mollusque 5 (3): 1-758.
- ELGUE, J. C.; FABIANO, G.; AMESTOY, F. y SPINETTI, N. 1988. Sobre la incidencia de algunos parámetros ambientales en las capturas de *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1933) Bleeker, 1862 y *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. V Reunión Iberoamer. Conserv. y Zool. Vert. Montevideo, Uruguay. Resumen pág. 31.
- EZCURRA DE DRAGO, I. 1966. Notas preliminares acerca de la fauna bentónica de diversas cuencas aleñas del Paraná Medio. *Physis* 26 (72): 313-330.
- 1967. Composición del bentos. En: J. A. de Orellana: Estudio limnológico de la Laguna Pava (Provincia de Santa Fe, Argentina). *Physis* 27 (74): 185.
- 1980. Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná Medio. Complejo bentónico del río y ambientes leníticos asociados. *Ecología* 4: 89-101.
- FABIANO, G. y AMESTOY, F. 1988. Importancia de *Corbicula* sp. (Mollusca, Pelecypoda) en la

- alimentación de *Pterodoros granulatus* (Valenciennes, 1833) Bleeker, 1862 en el Río de la Plata medio e interior y el río Uruguay inferior. V Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados. Montevideo, Uruguay. Resúmenes: 31.
- FERNANDEZ, D. 1981. Mollusca-Gasteropoda-Physidae. En: R. A. Ringuelet (Ed.): Fauna de Agua Dulce de la República Argentina. Vol. XV, Fasc. 6: 85-98.
- 1981. Mollusca-Gasteropoda-Ancylidae. En: R. A. Ringuelet (Ed.): Fauna de Agua Dulce de la República Argentina. Vol. XV, Fasc. 7: 101-114.
- FERNANDEZ, L. y SCHNACK, J. A. 1977. Estudio preliminar de la meiofauna bentónica en tramos poluidos de los arroyos Rodríguez y Carnaval (Provincia de Buenos Aires). *Ecosur* 4 (8): 103-115.
- FERRIZ, R. A. 1988. Alimentación del pejerrey patagónico, *Patagonina hatcheri* (Eigenmann 1909) en el embalse Ramos Mexia, Neuquén, Argentina. *Rev. Museo Argentino Cien. Naturales Hidrología* 6 (9): 61-66.
- FREIBURG, M. W. y HAZELWOOD, D. H. 1977. Oxygen consumption of two snails: *Pomacea paludosa* and *Marisa cornuarietis* (Prosobranchia: Ampullariidae). *Malacologia* 16 (2): 541-548.
- FRYER, G. 1961. The developmental history of *Mutela bourguignati* (Ancey) Bourguignat (Mollusca: Bivalvia). *Royal Soc. of London*. 244 (711): 259-298.
- 1970. Biological aspects of parasitism of freshwater fishes by Crustaceans and Molluscs. Aspects of Fish Parasitology. Symposia of the British Soc. for Parasitology 8: 103-118.
- GODOY, M. P. 1946. Contribução a biologia do peixe-rei *Odonthestes bonariensis*. *Rev. Brasil. Biol.* 6 (3): 373-384.
- GRANADOS, H. 1973. Distribución hidrográfica y ecología de *Acostaea rivoli* (Deshayes) de la cuenca del río Magdalena, Colombia. (Bivalvia, Etheriidae). *Ciencia*, México, D. F. 28 (1): 1-16.
- GUIMARAES, C. T. 1981a. Algumas observações de laboratório sobre biologia e ecologia de *Pomacea haustum* (Reeve, 1856). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 76 (1): 33-46.
- 1981b. Algumas observações de campo sobre biologia e ecologia de *Pomacea haustum* (Reeve, 1856) (Mollusca Filidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 76 (4): 343-351.
- HAAS, F. 1930-1931. Versuch einer kritischen Sichtung der südamerikanischen Najaden. I, II, III *Senckenbergiana*.
- HEEG, J. 1977. Oxygen consumption and the use of metabolic reserves during starvation and aestivation in *Bulinus (Physopsis) africanus* (Pulmonata: Planorbidae). *Malacologia* 16 (2): 549-560.
- HORNBAACH, D. J.; WAY, C. M. y BURNKY, A. J. 1980. Reproductive strategies in a freshwater sphaeriid clam. *Musculium partumeium* (Say), from a permanent and a temporary pond. *Oecologia* 44: 164-170.
- ITUARTE, C.F. 1981. Primera noticia acerca de la introducción de pelecípodos asiáticos en el área rioplatense (Mollusca Corbiculidae). *Neotrópica* 27 (77): 79-82.
- 1982. Contribución al conocimiento de la biología reproductiva de *Neocorbicula limosa* (Maton) 1809 (Mollusca Pelecypoda). *Mus. La Plata*. Serie I, Ciencias 47: 1-27.
- 1984a. Aspectos biológicos de las poblaciones de *Corbicula largillierti* Philippi (Mollusca Pelecypoda) en el Río de la Plata. *Rev. Mus. La Plata* 13 (Zool. 143): 231-247.
- 1946. El fenómeno de incubación branquial en *Neocorbicula limosa* (Maton), 1809 (Mollusca Pelecypoda). *Neotrópica* 30 (83): 43-54.
- 1985. Growth dynamics in a natural population of *Corbicula fluminea* (Bivalvia Sphaeriacea) at Punta Atalaya, Río de la Plata, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20 (4): 217-225.
- KATS, P. W. 1983. Conchiolin layers among the Unionidae and Margaritiferidae (Bivalvia): microstructural characteristics and taxonomic implications. *Malacologia* 24 (1-2): 298-311.
- KLEEREKOPER, H. 1944. *Introdução ao Estudo da Limnologia*. Serv. Inform. Agrícola. Minist. Agricultura. Río de Janeiro. 329 págs.
- KRAEMER, L. R. 1984. Aspects of the functional morphology of some fresh-water bivalve nervous systems: effects on reproductive processes and adaptation of sensory mechanism in the Sphaeriacea and Unionacea. *Malacologia* 25 (1): 221-239.
- LANGE DE MORRETES, F. 1949. Ensaio de Catálogo do Moluscos do Brasil. *Arq. Mus. Paranaense* 7: 1-216.
- LEWIS, W. M. y SAUNDERS, J. F. 1988. Chemistry and element yields of the Orinoco main stem and lower tributaries. (Ms).
- MARCHESE M. 1981. Contribución al conocimiento del complejo bentónico del río Paraná Medio. *Ecología* 6: 55-65.

- 1984. Estudios limnológicos en la sección transversal del tramo medio del río Paraná. XI: Zoobentos. *Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 15 (2): 157-174.
- MARCHESE M. y EZCURRA DE DRAGO, I. 1983. Zoobentos de los principales tributarios del río Paraná Medio en el tramo Goya-Diamante. Su relación con el cauce principal y cauces secundarios. *Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 14: 97-107.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona. 1010 págs.
- MARSHALL, W. B. 1924. New Uruguayan mollusks of the genus *Corbicula*. *Proceed. United States National Museum*, 66 (15): 1-12.
- MATTHIESEN, F. A. 1976. *Pomacea lineata* (Spix, 1827) e o combate a planorbídeos. *Ciencia e Cult.*, Sao Paulo, 28: 777.
- McMAHON, R. F. 1983. Ecology of an Invasive pest Bivalve, *Corbicula*. En: *The Molluska* 6, Ecology. Academic Press, Inc. 505-555.
- MILWARD DE ANDRADE, R. y CARVALHO, O. S. 1979. Colonização de *Pomacea haustum* (Reeve, 1856) em localidade com esquistossomose mansoni: Baldim, MG (Brasil). *Rev. Saúde Publ.* 13: 92-107.
- MILWARD DE ANDRADE, R. y GUIMARAES, C. T. 1975. Introdução de *Pomacea haustum* (Reeve, 1856) em biótopos de hospedeiros intermediários de *Schistosoma mansoni*. *Ciencia e Cult.*, Sao Paulo, 27: 405.
- MILWARD DE ANDRADE, R.; CARVALHO, O. S. y GUIMARAES, C. T. 1978. Alguns dados bioecológicos de *Pomacea haustum* (Reeve, 1856), predador-competidor de hospedeiros intermediários de *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907. *Rev. Saúde Publ.* 12: 78-89.
- NEIFF, J. J. 1977. Investigaciones ecológicas en el complejo de la laguna Iberá en relación a diversas formas de aprovechamiento hídrico. Actas del Seminario sobre Medio Ambiente y Represas, Montevideo, Uruguay. 2: 70-88.
- NEIFF, J. J. y POI DE NEIFF, A. 1978. Estudios sucesionales en camalotales chaqueños y su fauna asociada. I. Etapa seral *Pistia stratiotes-Eichhornia crassipes*. *Physis* 38 (95): 29-39.
- OLAZARRI, J. 1961. Sobre moluscos en el contenido estomacal de la anguila común, "*Symbranchus marmoratus* Bl. *Com. Soc. Malac. Urug.* 1 (1): 9-14.
- 1966. Los moluscos de agua dulce del Dpto. de Colonia, Uruguay. Parte I: Pelecypoda. *Com. Soc. Mal. Uruguay* 2 (11): 15-37.
- 1968. Notas sobre *Neocorbicula*. *Com. Soc. Malac. Urug.* 2 (14): 243-244.
- 1986. Las almejas del género *Corbicula* en el río Uruguay. Seminario "El Río Uruguay y sus Recursos Pesqueros. CARU-INAPE-INIDEP. Concepción del Uruguay, E. R., Argentina.
- OLIVIER, S. R. 1961. Estudios limnológicos en la laguna Vitel, Chascomús, Buenos Aires, Argentina). *Agro, Publicación Técnica* 3 (6): 1-128.
- ORELLANA, J. A. de. 1967. Estudio limnológico de la Laguna Paiva (Provincia de Santa Fe, Argentina). *Physis* 27 (74): 169-186.
- PAIN, T. y WOODWARD, F. R. 1961. A revision of freshwater mussels of the family Etheriidae. *Jour. Conchology* 25 (1): 2-8.
- PARAVICINI, G. 1894. Viaggio del dottor Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina en el Paraguay. IV Molluschi. *Boll. Mus. Zool. Comp. Torino* 9 (181): 1-10.
- PARODIZ, J. J. 1965. The hydrobid snails of the genus *Potamolithus* (Mesogastr. Rissoacea). *Sterkiana* 20: 1-38.
- PARODIZ, J. J. y BONETTO, A. A. 1963. Taxonomy and Zoogeographic relationships of the South American Naiades (Pelecypoda: Unionacea and Mutelacea). *Malacologia* 1 (2): 179-213.
- PARODIZ, J. J. y HENNINGS, L. 1965. The *Neocorbicula* (Mollusca, Pelecypoda) of the Parana-Uruguay Basin. *Ann. Carnegie Museum Pittsburgh* 38 (3): 69-96.
- PEDROZO, F. A. 1988. Contribución al conocimiento de los ciclos biogeoquímicos del nitrógeno y del fósforo en ambientes lóticos y leníticos del noreste argentino. Tesis Doctoral. 184 págs.
- PEDROZO, F. A. y BONETTO, C. A. 1987. Influence of river regulation on nitrogen and phosphorus transport in the Upper Paraná River. (Manuscrito enviado para publicación a Regulated Rivers).
- POI DE NEIFF, A. 1979. Invertebrados acuáticos relacionados a *Egeria najas* (Planch.), con especial referencia a los organismos fitófagos. *Ecosur* 6 (11): 101-109.
- POI DE NEIFF A. y BRUQUETAS I. 1983. Fauna fitófila de *Eichhornia crassipes* en ambientes leníticos afectados por las crecidas del río Paraná. *Ecosur* 10 (19/20): 127-137.
- POI DE NEIFF, A. y NEIFF, J. J. 1977. El pleuston de *Pistia stratiotes* de la laguna Barranqueras (Chaco, Argentina). *Ecosur* 4 (7): 69-101.

- 1980. Los camalotales de *Eichhornia crassipes* en aguas lóxicas del Paraná y su fauna asociada. *Ecosur* 7 (14): 185-199.
- POI DE NEIFF, A.; NEIFF, J. J. y BONETTO, A. A. 1977. Enemigos naturales de *Eichhornia crassipes* en el nordeste argentino y posibilidades de su aplicación al control biológico. *Ecosur* 4 (8): 137-156.
- QUINTANA, M. G. "1982. Catálogo preliminar de la Malacofauna del Paraguay. *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. "B. Rivadavia"*, Zoología, 11 (3): 61-158.
- RINGUELET, R. 1942. Ecología alimentaria del pejerrey (*Odontheistes bonariensis*) con notas limnológicas sobre la laguna Chascomús. *Rev. Mus. La Plata*. Tomo II. Zoología: 427-461.
- RINGUELET, R.; ARAMBURU, R. y ALONSO de ARAMBURU, A. 1967. *Los peces argentinos de agua dulce*. Com. Inv. Cient. Prov. Buenos Aires. 602 págs.
- SIOLI, H. 1965. A limnologia e a sus importancia em pesqueiras da Amazonia. *Amazoniana*. 1 (1): 11-35.
- STARRETT, W. C. 1971. A survey of the mussels (Unionacea) of the Illinois River: a polluted stream. *Nat. Hist. Survey Div.*, Illinois, 30 (5): 267-403.
- UBEDA, C. A.; VIGNES, I. E. y DRAGO, L. P. de. 1981. Contribución para el conocimiento del bagre amarillo (*Pimelodus maculatus* Lacépède 1803) (Pisces, Pimelodidae) del Río de la Plata: redescrípción, biología, distribución geográfica, importancia económica. *Physis*, Sec. B, 40 (98): 63-76.
- VARELA, M. E.; ANDREANI, N. L. y BECHARA, J. A. 1982. Relevamiento estructural de la fauna bentónica y sus variaciones longitudinales y en la sección. pp. 294-314. En: *Estudios ecológicos en el área de embalse del Paraná Medio (Cierre Norte)*. Inf. Final. Tomo 2, CECOAL Corrientes 532 p.
- VARELA, M. E.; BECHARA, J. A. y ANDREANI, N. L. 1983. Introducción al estudio del bentos del Alto Paraná. *Ecosur* 10 (19/20): 103-126.
- VARELA, M. E.; BECHARA, J. A. y ANDREANI, N. L. 1986. El macrobentos y su relación con las fluctuaciones de salinidad en ríos y esteros del chaco oriental (Argentina). *Ambiente Subtropical*, CECOAL 1: 134-147.
- VEITENHEIMER, I. L. 1981. *Corbicula manilensis* (Phippi, 1844) molusco asiático, na bacia do Jacuí e do Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil. (Bivalvia, Corbiculidae). *Itheringia*. Ser. Zool. 60: 63-74.
- VEITENHEIMER, L. y DREHER MANSUR, M. C. 1975. Primeiras observações de bivalves dulciaquícolas como alimento de "Armado amarillo", *Rhinodoras d'orbignyi* (Kroyer, 1855) Bleeker, 1862. *Itheringia* Zool. 46: 25-31.
- 1978. Morfología, histología e ecología de *Mycetopoda legumen* (Martens, 1888) (Bivalvia, Mycetopodidae). *Itheringia*, Zool. 52: 33-72.
- WILBUR, K. M. (Ed. in-chief). 1983. *The Mollusca*. Ecology, Vol. 6. Academic Press. 695 págs.

APENDICE

UBICACION SISTEMATICA DE LAS ESPECIES REPRESENTADAS EN EL SISTEMA DE LA CUENCA DEL PLATA

Orden Eulamellibranchiata

Superfamilia UNIONACEA

Familia HYRIIDAE

Subfamilia HYRIINAE

Tribu Castaliini

Género *Castalia* Lamarck 1819

Castalia ambigua inflata (d'Orbigny 1835)

Castalia psammoica (d'Orbigny 1835)
Castalia undosa undosa Martens 1885
Castalia undosa martensi Ihering 1893
Castalia sulcata nerhingi (Ihering 1893)

Tribu Diplodontini

Género *Diplodon* Spix 1827

Subgénero *Diplodon* s.s.

Diplodon (Diplodon) granosus multistriatus (Lea 1831)
Diplodon (Diplodon) rhuacoicus (d'Orbigny 1835)
Diplodon (Diplodon) rotundus rotundus (Wagner 1827)
Diplodon (Diplodon) delodontus delodontus (Lamarck 1819)
Diplodon (Diplodon) delodontus wymanii (Lea 1860)
Diplodon (Diplodon) delodontus expansus (Küster 1856)
Diplodon (Diplodon) parodizi Bonetto 1961
Diplodon (Diplodon) parallelopipedon (Lea 1834)
Diplodon (Diplodon) trifidus (Lea 1860)
 Subgénero *Rhipidodonta* Mörch 1853
Diplodon (Rhipidodonta) variabilis (Maton 1811)
Diplodon (Rhipidodonta) charruanus (d'Orbigny 1835)
Diplodon (Rhipidodonta) hylaeus (d'Orbigny 1835)

Superfamilia MUTELACEA

Familia MYCETOPODIDAE

Subfamilia MYCETOPODINAE

Género *Mycetopoda* d'Orbigny 1835

Mycetopoda siliquosa (Spix 1827)
Mycetopoda soleniformis d'Orbigny 1835
Mycetopoda legumen (Martens 1888)

Subfamilia MONOCONDYLAEINAE

Tribu Fossulini

Género *Fossula* Lea 1870

Fossula fossiculifera (d'Orbigny 1835)

Tribu Monocondylaeini

Género *Monocondylaea* d'Orbigny 1835

Monocondylaea paraguayana d'Orbigny 1835
Monocondylaea minuana d'Orbigny 1835
Monocondylaea corrientesensis d'Orbigny 1835
Monocondylaea parchappii d'Orbigny 1835
Monocondylaea guarayana d'Orbigny 1835

Género *Iheringella* Pilsbry 1893

Iheringella isocardioides (Lea 1857)

Género *Haasica* Strand 1932

Haasica balzani (Ihering 1893)

Subfamilia ANODONTITINAE

Género *Anodontites* Bruguière 1792

Subgénero *Anodontites* s.s.

Anodontites (Anodontites) trapezeus spixii (d'Orbigny 1835)

Anodontites (Anodontites) obtusus lucidus (d'Orbigny 1835)

Anodontites (Anodontites) patagonicus patagonicus (Lamarck 1819)

Anodontites (Anodontites) crispatus tenebricosus (Lea 1834)

Anodontites (Anodontites) trigonus georginae (Gray 1834)

Anodontites (Anodontites) trapesialis susannae (Gray 1834)

Subgénero *Lamproscapha* Swainson 1840

Anodontites (Lamproscapha) ensiformis platensis Bonetto & Tassara 1987

Subfamilia LEILINAE

Género *Leila* Gray 1840

Leila blainvilleana (Lea 1834)

Superfamilia SPHAERIACEA

Familia CORBICULIDAE

Género *Neocorbicula* Fischer 1887

Neocorbicula limosa (Maton 1809)

Neocorbicula paranensis (d'Orbigny 1835)

Familia SPHAERIIDAE*

Género *Eupera* Bourguignat 1854

Eupera platensis Doello-Jurado 1921

Eupera doellojuradoi Klappenbach 1962

Género *Pisidium* Pfeiffer 1821

Pisidium sterkianum Pilsbry 1897

Pisidium vile Pilsbry 1897

Pisidium paranensis (d'Orbigny 1835)

Género *Byssanodonta* d'Orbigny 1846

Byssanodonta paranensis d'Orbigny 1846

Familia CORBULIDAE

Género *Erodona* Daudin in Bosc 1802

Erodona mactroides Daudin in Bosc 1802*

* Igual a PISIDIIDAE, Declaración 27 ICZN.

* Especie eurihalina con penetración variable en el Río de la Plata (franja litoral bonaerense desde Punta Blanca hasta más al Sur de Magdalena: Pujals, *Neotrópica* 31, 85, 1985) y en la costa Este del Dpto. Colonia, Uruguay (Olazarri, *Com. Soc. Malac. Uruguay* 2, 11, 1966).